MÉMOIRES

DU

MUSÉUM NATIONAL

D'HISTOIRE NATURELLE

*NOUVELLE SÉRIE*

TOME XXX

FASCICULE 1

RENAUD PAULIAN

# LA VIE LARVAIRE DES INSECTES

PARIS

ÉDITIONS DU MUSÉUM

36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire (V^e^)

1950

*Prix : 450 fr.*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

**MÉMOIRES DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE**
**Nouvelle série, tome XXX, fascicule 1, p. 1 à 206.**

# LA VIE LARVAIRE DES INSECTES

par

Renaud PAULIAN

SOMMAIRE

INTRODUCTION . . . . . 3

I. QU'EST-CE QU'UNE LARVE ? . . . . . 5

Définition (p. 5). — Les larves énigmatiques (p. 8). — Les différents types larvaires (p. 11) : Larves campodéiformes (p. 12) ; mélolonthoïdes (p. 13) ; apodes (p. 13).

II. LES FAITS ET LES CAUSES DU DÉVELOPPEMENT . . . . . 15

L'évolution normale (p. 15). — L'hypermétamorphose (p. 18). — La fœtométamorphose (p. 22). — La viviparité (p. 23). — La pupiparité (p. 23). — La paedogenèse (p. 24). — Longévité et diapause (p. 26). — Les trois périodes de la vie larvaire (p. 27). — Les mues (p. 30). — Le polymorphisme larvaire et le déterminisme trophique des castes (p. 33). — Le déterminisme physiologique de la métamorphose (p. 34). — Modifications physiologiques et métamorphose (p. 37). — L'opposition histologique entre larves et imagos (p. 37).

III. LA PLACE DES LARVES DANS LE MONDE . . . . . 39

IV. LES LARVES MANGEUSES DE VÉGÉTAUX OU DE DÉBRIS ORGANIQUES. 43

Larves souterraines (p. 45). — Larves aériennes (p. 45). — Larves simplement endophytes (p. 46). — Larves mineuses (p. 47). — Larves gallicoles (p. 49). — Le régime alimentaire (p. 53). — Pélophages et coprophages (p. 58). — Physiologie sensorielle (p. 59).

V. LES LARVES PRÉDATRICES . . . . . 62

Dispositifs de capture et de contention des proies (p. 62). — Le camouflage (p. 67). — Les pièges (p. 68). — Les dispositifs de nettoyage (p. 73). — Physiologie sensorielle (p. 74). — Les larves nécrophages (p. 76). — Structure du tube digestif (p. 77). Les larves hématophages (p. 78).



Source : MNHN, Paris

VI. Les larves parasites . . . . . 79

Le passage de l'indifférence au commensalisme (p. 79). — Le passage du commensalisme au parasitisme (p. 80). — Le passage du prédatisme au parasitisme (p. 84). — Les diverses catégories de parasites (p. 85). — Quelques exemples (p. 87). — Les problèmes du parasitisme (p. 94) : spécificité parasitaire (p. 95) ; adaptation morphologique (p. 97) ; endoparasites (p. 97) ; interactions entre parasites (p. 100). — Myrmécophiles et termitophiles (p. 100).

VII. Les larves protégées . . . . . 105

Homochromie, homotypie, mimétisme (p. 106). — Couleurs prémonitrices (p. 112). — Armes défensives (p. 112). — Le camouflage (p. 113). — Les abris (p. 115). — L'immobilisation réflexe (p. 121). — Les attitudes effrayantes (p. 122). — Autohématorrhée et rejet de sécrétions glandulaires (p. 124). — L'autotomie et la régénération (p. 126).

VIII. Les larves aquatiques . . . . . 129

Les eaux thermales et salées (p. 131). — La mer (p. 136). — Les torrents (p. 137). — Les étangs et les lacs (p. 140). — Les phytotelmes (p. 141). — La nage (p. 146). — La respiration (p. 148).

IX. Diverses industries larvaires. . . . . 159

Les larves fouisseuses (p. 159). — Les larves sauteuses (p. 164). — Les larves lumineuses (p. 165). — Les larves musiciennes (p. 167). — Les larves inutiles (p. 168).

X. Les larves sociales. . . . . 169

Le cannibalisme normal (p. 169). — Les groupes familiaux (p. 169). — Les larves grégaires (p. 173). — Les cocons doubles et multiples (p. 176). — Physiologie du grégarisme (p. 177).

XI. Les rapports entre larves et adultes . . . . . 178

La continuité psychique (p. 178). — Echanges entre parents et descendants (p. 180). — La classification des larves (p. 185). — Le polymorphisme larvaire (p. 187). — La préparation à la nymphose (p. 187).

XII. Les larves et l'homme . . . . . 193

Les larves dans la vie sociale et religieuse (p. 193). — Les larves dans l'alimentation humaine (p. 194). — Les larves et la pêche (p. 195). — La soie (p. 196). — Les larves auxiliaires (p. 199). — Les larves parasites de l'homme et du bétail (p. 199). — Les larves auxiliaires du médecin (p. 202). — Les larves toxiques (p. 202). — Les larves et la science (p. 203).

Bibliographie sommaire . . . . . 205

Explication des planches . . . . . 206

Source . MNHN, Paris

# INTRODUCTION

Vers la fin du siècle dernier, un médecin chilien, entomologiste amateur, se vit condamner pour sorcellerie par les tribunaux ecclésiastiques de son pays. N'obtenait-il pas des créatures ailées à partir de vers enfermés dans des boîtes vitrées ? Un tel prodige ne pouvait provenir que de l'aide du Malin. En Europe, les pratiques de cet éleveur de Papillons n'auraient suscité, à la même époque, qu'un sourire de pitié un peu méprisante, à peine différent de celui qui devait errer sur les lèvres de La Bruyère quand il traçait le caractère de l'Ami des Insectes.

C'est que, depuis bien longtemps, des curieux savent que les Chenilles « donnent » des Papillons. Pourtant le passage de la conception gréco-latine, virgilienne, de l'origine des Abeilles :

> *... quoque modo caesis jam saepe juvencis*
> *Insincerus apes tulerit cruor...*

à la notion actuelle de métamorphose, fut graduel. La découverte du Nouveau-Monde, avec tant d'êtres surprenants, Oiseaux minuscules, Insectes énormes, donna une vitalité extraordinaire à maintes légendes. Ainsi, Maître Nicolas Lemert, en son très docte « Traité universel des drogues simples », imprimé en 1699, peut écrire : « On trouve dans le Brésil des Chenilles qui se transforment en petits Oiseaux de la grosseur des cigales, couverts et ornez de plumes de couleur d'or et de rubis très éclatantes... leur vol est si rapide... leur bec est fort long. » Sans doute puisait-il ses informations dans Oviedo ou dans quelque annaliste espagnol. Ainsi s'explique le nom d'Oiseau-mouche dont on a affublé les Trochilidés. Même au XVIII[e] siècle, on n'admet pas encore l'existence de rapports nécessaires entre la larve et l'adulte. Ainsi Lesser, citant Matthiole, écrit-il : « Chaque galle de Chêne qui n'est pas trouée... renferme ou une mouche... ou un ver ; que le premier de ces Insectes annonce la guerre, [le second]... le troisième la disette. »

D'ailleurs à cette époque on acceptait toujours la conception aristotélienne de la génération des Insectes : « *Procreantur... Insecta, aut ex animalibus generis ejusdem... aut non ex animalibus, sed sponte : alia ex rore qui frondibus insudat... item alia ex caeno et fimo putrescente oriuntur ; alia in lignis aut stirpium, aut caesis ; alia... in animalium pilis ; alia in excrementis, aut jam excretis, aut adhuc intra animal contentis.* »

Cette possibilité d'une génération spontanée paralysa pendant longtemps l'esprit des chercheurs, de sorte que les découvertes, faites pour une espèce, ne furent pas aussitôt étendues à d'autres espèces.

Source : MNHN, Paris

Aujourd'hui les tâtonnements des grands savants de la Renaissance et de leurs successeurs du XVIII^e siécle, REDI comme RÉAUMUR, SWAMMERDAM comme TREMBLEY, ont fait place aux méthodes plus rigoureuses de la chimie et de la micrurgie. Analyses et greffes ont, peu à peu, pénétré l'étude des métamorphoses. D'éminents expérimentateurs, aussi habiles qu'audacieux, KOPEC, WIGGLESWORTH, BOUNHIOL ont tant taillé, ligaturé, transplanté, que le problème commence à s'éclairer. Et leurs recherches, toutes récentes puisqu'elles datent surtout des quinze dernières années, ouvrent la voie à de nouveaux essais. On croit entrevoir maintenant les relations qui, dans la suite du développement, unissent les larves aux adultes.

Mais si le public ne s'effraye plus de la transformation d'un ver en papillon, il rirait sans doute bien haut de qui prétendrait qu'une larve peut donner directement naissance à d'autres larves, qu'une nymphe peut s'accoupler et pondre. Et pourtant, sous certaines réserves naturellement, il en est bien ainsi. Mais des préjugés nouveaux ont remplacé les anciens, et tout aussi absolus qu'eux parce qu'aussi faux.

L'étude des larves est donc un sujet relativement peu connu et intéressant à un double point de vue.

Par leur vie indépendante, débarrassée des frivolités nuptiales, les larves, réduites à un estomac sur pattes, ont pris une grande place sur la terre ; elles ont résolu à leur manière les problèmes posés par la colonisation de la surface habitable, et n'hésitent même pas à vivre, accidentellement il est vrai, dans les airs, où on a retrouvé des Chenilles à plus de 600 m. de hauteur.

Cette extension n'a pas été sans difficultés. Beaucoup de larves montrent d'étonnantes modifications : préadaptations, adaptations ou caractéres de luxe, selon les théories et les auteurs. Il serait déjà digne d'intérêt de voir comment ces changements vont de pair avec les nouveaux genres de vie.

Mais, en outre, les rapports entre larves et adultes, rapports de continuité dans le développement de chaque espéce, rapports de contiguïté dans les sociétés familiales, posent d'autres problèmes tout aussi passionnants.

L'importance, théorique, du stade larvaire est telle que la classification actuelle des Insectes repose en grande partie sur les rapports entre ce stade et l'état adulte. D'où les noms d'Holométaboles, Hémimétaboles, Paurométaboles et Amétaboles, appliqués aux différentes sections.

Source : MNHN, Paris

# I. — QU'EST-CE QU'UNE LARVE ?

### Définitions.

En zoologie on désigne sous le nom de larve, ainsi que LAMEERE le dit très clairement : « un organisme jeune présentant un écart momentané dans l'évolution, par adaptation à un milieu qui n'est ni celui de l'adulte, ni celui de ses ancêtres ». De telles larves sont connues dans des groupes très divers : Coelentérés, Échinodermes, Mollusques, Vers, Crustacés, Insectes, Prochordés, Poissons, pour ne citer que les principaux. Dans plusieurs de ces groupes, le développement normal comporte toujours un stade larvaire ; d'autres fois ce stade est l'apanage exclusif de quelques familles, quelques genres ou quelques espèces.

A ne considérer que les Insectes, cette définition limite l'application du terme larve aux stades jeunes des seuls Holométaboles et Hémimétaboles, à l'exclusion des Amétaboles, naturellement, et des Pauropétaboles : Orthoptéroïdes, Hémiptères (1) et Isoptères.

Pour être juste, il nous faut pourtant rappeler que, pour TILLYARD, ce sont précisément ces « larves », au sens de LAMEERE et au sens que nous adoptons ici, qui mériteraient un nouveau nom. L'éminent auteur australien estime en effet que le terme de larve s'applique au mieux aux stades jeunes de développement des organismes à transformations continues progressives. Mais chacun prêche pour son saint... et, rejetant avec raison le terme de « nymphe » appliqué parfois aux larves d'Odonates, objets préférés de ses recherches, il est bien naturel que TILLYARD ait désiré leur conserver le nom usuel de larves.

Étymologiquement, le terme larve, tiré du latin *larva* : fantôme, désigne un stade particulier des âmes humaines, condamnées à errer misérablement sur la terre, désincarnées mais incapables de s'affranchir complètement. C'est en somme un état imparfait.

Chez les Insectes, les stades jeunes, considérés comme larvaires, peuvent se classer en deux grandes catégories, aussi bien biologiques que morphologiques. On distingue en effet :

*a*) les larves proprement dites, caractéristiques des Holométaboles : Trichoptères, Névroptères, Mégaloptères, Coléoptères, Lépidoptères, Diptères, Aphaniptères, Hyménoptères ;

*b*) les premiers états des Hémimétaboles : Odonates, Plécoptères, Éphé-

1. Appliquant strictement sa définition, LAMEERE attribue une larve aux Cigales. Malgré l'aspect aberrant, dû à leur vie souterraine, des stades jeunes de ces Homoptères, on ne peut guère leur reconnaître le nom de larves, car ils se rattachent très étroitement aux premiers stades des autres Homoptères.

Source : MNHN, Paris

méroptères. Ceux-ci, toujours aquatiques, ont été nommés, par certains, *nymphes*. Comme ce nom désigne depuis fort longtemps le stade quiescent, on ne peut l'employer dans cette autre acception. Le terme de *naïade*, très employé par les auteurs anglo-saxons, paraît au contraire parfaitement approprié, étant donné leur vie aquatique.

L'opposition entre larves et naïades tient en partie à leurs biologies ; les premières sont typiquement terrestres, leur adaptation à la vie aquatique, quand elle a lieu, est en quelque sorte incomplète, secondaire ; elle ne porte que sur une partie de l'organisme et aboutit à des dispositifs d'exception comme nous en décrirons plus loin. Les secondes, toujours aquatiques, sont plus harmonieusement accordées à leur milieu.

Mais ce sont surtout les caractères morphologiques qui marquent la séparation entre larves et naïades.

Les premières ont des antennes courtes, à articles très peu nombreux (1), des yeux formés d'ocelles simples, isolés ou rapprochés, mais jamais unis, des tarses d'un seul article, des ébauches alaires et élytrales à développement interne. Ce dernier caractère leur a valu le nom d'Endoptérygotes.

Les naïades ont des antennes en général plus longues et multiarticulées avec un article basilaire souvent différencié en scape, des yeux composés pairs, accompagnés parfois d'ocelles isolés dorsaux, des tarses de plusieurs articles, des ébauches alaires et élytrales à développement externe d'où elles ont tiré leur nom d'Exoptérygotes. Le développement externe de ces ébauches permet de suivre leur expansion progressive au cours de la croissance des naïades ; le caractère graduel de l'évolution ontogénétique des naïades a motivé le nom d'Hémimétaboles qui leur a été appliqué.

Jusqu'à quel point la définition de Lameere, prise comme point de départ, peut-elle être acceptée intégralement ? La proposition : « par adaptation à un milieu qui n'est ni celui des adultes, ni celui de ses ancêtres » est certainement inacceptable. Beaucoup d'Insectes adultes partagent l'habitat de leurs larves, et c'est le cas des Carabiques chasseurs, des Passalides dont les petites sociétés familiales vivent sous les écorces, des Ipides ou des Platypodides xylophages, des Dytiscides aquatiques. Penserait-on améliorer la définition en remplaçant la double négation par un *ou* : « pas celui des adultes ou pas celui de ses ancêtres » ? Encore faudrait-il savoir à quels ancêtres on remonte... et comment ceux-ci vivaient. Nous aurons l'occasion par la suite, à propos de l'hypermétamorphose, de retrouver la même notion d'une adaptation à un nouveau milieu ; là encore cela ne nous permettra pas de résoudre le problème.

De la définition initiale il ne nous reste alors que la phrase : « un organisme jeune présentant un écart momentané dans l'évolution ». Mais que signifie cet écart évolutif ?

1. Au maximum quatre, sauf, par exception, chez quelques larves de Coléoptères aquatiques : Dytiscides et Hélodides du genre *Prionocyphon* chez qui certains articles montrent une fragmentation secondaire, parfois très poussée.

Source : MNHN, Paris

Sur le plan théorique, deux conceptions s'affrontent.

Pour les uns, et ils sont l'immense majorité de ceux qui ont étudié la question, le stade larvaire est le type primitif conservé. Échappant aux nécessités de la reproduction, les larves auraient pu préserver intacts les caractères ancestraux. Ce concept a déterminé le choix des noms appliqués aux types larvaires. Ainsi on désigne comme larves campodéiformes les larves des Coléoptères Adéphages et Staphylinomorphes et de maints Névroptères. Une telle désignation, qui sous-entend un rapprochement avec les Thysanoures considérés comme les Insectes primordiaux, les « Ur-Insekten », n'est au fond que l'extériorisation d'une idée préconçue née de la loi de récapitulation phylogénique des embryologistes. Sa première expression détaillée se trouve dans l'œuvre de LUBBOCK.

D'autres auteurs, au contraire, à commencer par F. MÜLLER, PACKARD et BRAUER, voient dans la larve un stade acquis secondairement. Diverses recherches anatomiques et morphologiques ont apporté des arguments à l'appui de cette manière de voir. Ainsi SNODGRASS, étudiant la musculature des Lépidoptéres, considère la musculature de la Chenille comme réalisant une complication secondaire par rapport à celle du Papillon. De même, DE GRYSE n'hésite pas à considérer certains stades larvaires de Microlépidoptères mangeurs de séve comme secondaires (1).

Malgré ces quelques faits, nous sommes là dans un domaine largement théorique. Tout autant y sommes-nous, si nous recherchons la signification biologique, et non plus ontogénétique, du stade larvaire.

Ce problème passionne depuis longtemps les naturalistes, sans doute depuis bien longtemps avant que RÉAUMUR n'ait cru retrouver le Papillon « sous le masque » de la Chenille.

Pour les auteurs anciens, on peut, très utilement, reprendre l'exposé de la question donné par LUBBOCK.

La première explication coordonnée est celle de KIRBY et SPENCE : « telle est la volonté du Créateur ». Ils tentent d'atténuer le caractère étroitement dogmatique de cette affirmation en ajoutant que la division de la vie en trois stades permet aux Insectes de remplir au mieux le rôle de nettoyeurs qui leur est dévolu : « ils doivent être d'une voracité insatiable et disposer d'un pouvoir de multiplication extraordinaire. Mais ces deux caractéristiques sont à peu prés incompatibles », d'où séparation de stades correspondant à ces deux fonctions. Pour ces auteurs, comme déjà pour SWAMMERDAM et RÉAUMUR, la larve contiendrait le corps du futur papillon recouvert de la peau nymphale, recouverte elle-même de trois, ou plus de trois, peaux larvaires superposées. L'origine de cette conception, fausse évidemment, tient sans doute à ce que, peu avant les mues, on peut voir transparaître la nouvelle cuticule sous l'ancienne.

Les auteurs plus récents, imbus de la théorie transformiste, considèrent

1. J.-J. de GRYSE, The hypermetamorphism of the Lepidopterous sap-feeders. *Proc. ent. Soc. Washington*, XVIII, 1916, p. 164-168.

Source . MNHN, Paris

simplement la larve comme un embryon à vie indépendante. Il n'y aurait donc de larve qu'autant que la vie libre post-embryonnaire serait précoce. Lubbock étend et précise cette conception. Il distingue les métamorphoses de développement et les métamorphoses adaptives. Il y a là une notion essentielle, et trop souvent négligée, sur laquelle il nous faudra revenir à propos des hypermétamorphoses.

A la période des explications philosophiques fit suite celle des explications physiologiques basées sur l'expérimentation, qui, si elles permettent d'expliquer le comment des métamorphoses, ne sauraient en expliquer le pourquoi. Entre ces deux tendances, au début du siècle, divers naturalistes supposèrent que l'apparition des métamorphoses, dans le développement des Insectes, devait être rapprochée de l'établissement des saisons. Sous un régime équatorial, constant, les larves, avec leur possibilité de diapauses prolongées, les œufs, avec leur résistance aux extrêmes climatiques, seraient des complications inutiles. Mais dans les pays à hiver froid (les régions tempérées) ou à été chaud et sec (les régions subtropicales), des stades d'attente pourraient être nécessaires ; d'autre part, la régularité des variations saisonnières, réagissant sur le métabolisme général, pouvait expliquer les caractères spéciaux des histogenèses larvaires et imaginales. Dans un travail tout récent, Jeannel reprend, sous une forme différente, cette manière de voir ; il a pu établir, en effet, que les Paurométhaboles sont tous originaires du bouclier laurasien, à une période où celui-ci était de climat équatorial ; au contraire, les Héméthaboles et les Holométaboles sont apparus sur le bouclier gondwanien, en sa portion australienne, au climat tempéré ou subtropical. Il y a là évidemment un rapprochement très suggestif.

Mais tout ceci reste du domaine de l'hypothèse. Avant d'examiner de plus près les faits du développement d'une part, leurs causes immédiates telles qu'elles découlent de l'expérimentation, d'autre part, il faut rappeler l'existence de formes larvaires énigmatiques.

### Les larves énigmatiques.

Longtemps après que l'on eût reconnu que tout Insecte, sauf exception rarissime, passait, entre l'œuf et l'adulte, par un stade immature : larve, nymphe ou naïade, les naturalistes continuèrent à rencontrer des organismes surprenants, dont ils ne surent pas toujours voir que c'étaient des larves d'Insectes. Et les méprises qui furent ainsi causées ont été, parfois, célèbres dans l'histoire de la biologie. Quatre de ces cas méritent d'être rappelés ici.

Le premier en date eut pour objet le *Prosopistoma*. Ces animaux étranges, découverts par Geoffroy dans la Seine et décrits par lui sous le nom de « monocle à plumet » en 1764, furent considérés comme des Crustacés (fig. 1). Aplatis, vivant dans les eaux rapides et peu profondes, cachés dans les fissures, ils s'accrochent très étroitement aux rochers. Après leur découverte, ils ne furent retrouvés qu'en 1871, année où le Dr Joly en captura dans la Garonne. A ce moment il fut possible d'établir qu'il s'agissait là d'un Insecte ;

Source : MNHN, Paris

on put même déterminer l'ordre auquel il appartenait et le ranger parmi les Ephéméroptères. Mais on avait cru qu'il s'agissait d'un adulte. A. Vayssière, reprenant la question sur cette base en 1890, parvint à en obtenir un subimago. Ceci établissait le caractère larvaire du *Prosopistoma*. Mais l'adulte, lui, demeurait inconnu. Depuis, des *Prosopistoma*, appartenant certainement à plusieurs espèces, ont été récoltés deci delà, en Europe : dans le Rhin, la Moldau, le Rhône, la Garonne, les petits fleuves côtiers suédois ; à Madagascar et en Afrique orientale et occidentale. Mais si tout le

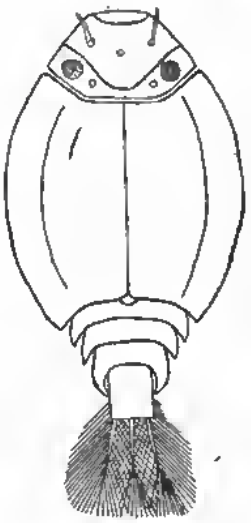


Fig. 1. — Larve de *Prosopistoma foliaceum* Fourer. (d'après Lestage).

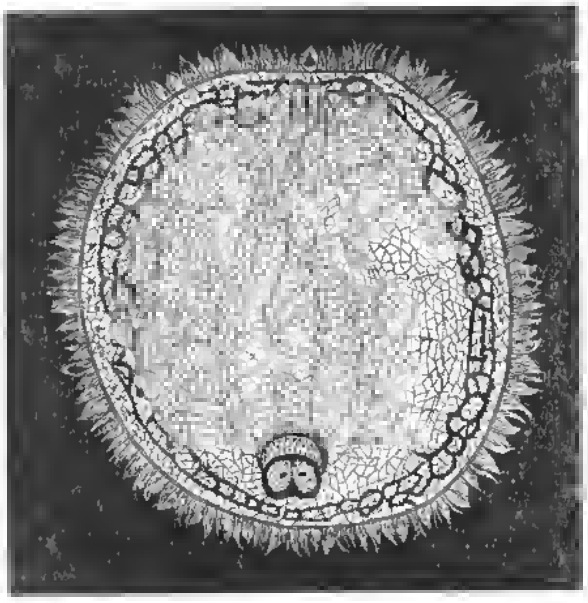


Fig. 2. — Larve de *Microdon* (d'après Andries).

monde s'accorde pour y reconnaître des Ephéméroptères, les adultes sont encore inconnus et nul ne semble avoir repris l'étude de l'Insecte.

La seconde de ces larves déroutantes fut découverte par von Heyden en 1823. Elle se présente comme un petit organisme, aplati, discoïdal, de couleur blanchâtre, à corps recouvert d'un réseau de rides peu serrées, sans appendices visibles, à pièces buccales complexes (fig. 2). Pris comme type du nouveau genre *Microdon*, cet organisme muscicole fut rangé par son inventeur dans les Mollusques. Von Heyden écrit textuellement à propos de cet être : « Je ne crois pas qu'il s'agisse de la larve d'un Insecte (de quelque espèce de Mouche), car la structure tout entière, et surtout celle des pièces buccales, est trop différente de celle de toutes les espèces de larves d'Insectes qui me sont connues. Il s'agirait bien plutôt d'un Mollusque, mais il doit former alors un nouveau genre très distinct. » En 1824, Spix en fait catégoriquement un Mollusque. Mais en 1839 et en 1848 on a pu établir qu'il ne

Source : MNHN, Paris

s'agissait là que d'une larve de Diptère. L'hypothèse qui avait traversé l'esprit de von HEYDEN, et qu'il avait résolument écartée, était la bonne (1).

Un autre type larvaire, resté longtemps mystérieux, fut décrit par PERTY en 1831, sous la rubrique assez vague : *larva quaedam ex Java*. Après bien des hésitations il la rangea parmi les Coléoptères nécrophages. Ici, aucun doute sur son caractère de larve de Coléoptère. Mais pendant près d'un siècle, de 1831 à 1925, personne ne parvint à situer exactement ces larves extraordinaires. De très grande taille, puisqu'elles atteignent huit centimètres de long, aplaties et munies de larges expansions tergales latérales, leur aspect les fit nommer « larves trilobites » par les auteurs anglo-saxons qui en parlèrent (fig. 3). Et les entomologistes ne se firent pas faute de les promener

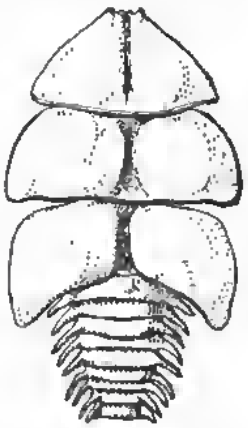


FIG. 3. — Femelle larviforme de *Dulticola* (d'après PAULIAN).

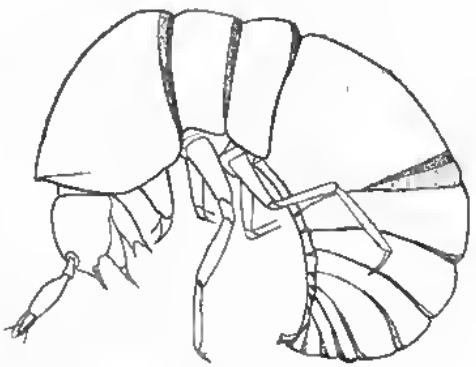


FIG. 4. — Larve de *Cephennium* (d'après PAULIAN).

de groupe en groupe : travaillant sur le matériel mort reçu dans les Musées d'Europe, WESTWOOD, KOLBE, BOLIVAR, BOURGEOIS en font des Lycides ; ERICHSON et CANDÈZE y voient des Lampyrides. Plus heureux que ses prédécesseurs, SHELFORD, conservateur du Musée de Sarawak, put en examiner des exemplaires vivants, mais il commit l'erreur de prendre des femelles adultes pour des larves et l'absence, à Bornéo, de tout Malacoderme adulte d'une taille analogue à celle de ses larves ne lui permit pas de proposer de solution. MJÖBERG, successeur de SHELFORD à Sarawak, se mit à étudier ce problème dès son arrivée à Bornéo. Au cours de ses voyages mémorables dans l'intérieur du pays, aux monts Murud, Dulit et Poi, il récolta d'admirables séries de ces larves et put les élever. Toutes lui donnèrent des femelles,

1. M. ANDRIES, Zur Systematik, Biologie und Entwicklung von *Microdon* Meigen. *Zeits. wiss. Zool.*, CIII, 1942, p. 300-361, 23 fig., 3 pl.

L'erreur des premiers auteurs eût été encore plus compréhensible s'ils avaient eu devant eux les types de *Microdon* myrmécophiles observés par WHEELER en Amérique centrale, portant des séries d'écailles analogues à celles des Nudibranches (cf. W. M. WHEELER, Two extraordinary larval myrmecophiles from Panama. *Proc. Nat. Ac. Sc., Washington*, X, 1924, p. 237-244, 2 fig.

Source : MNHN, Paris

aptères, qui ne différaient des larves que par l'ouverture d'un orifice génital muni de deux valves simples. Mais ces femelles larviformes pondaient des œufs. Après une longue série d'essais infructueux destinés à lui procurer des mâles, indispensables pour fixer la position systématique de femelles si dégradées, la chance lui souriant, il put récolter des couples. Grâce à ces mâles, MJÖBERG put établir que les soi-disant « larves trilobites » étaient en fait des femelles d'un genre nouveau : *Dalilicola*, qu'il proposa de placer parmi les Lycides (1).

La dernière larve énigmatique dont nous ayons à traiter fut découverte en 1882 par l'auteur hongrois TÖMÖSVARY. Il décrivit à cette date un curieux petit Insecte de près d'un millimètre de long, récolté dans le terreau, et il en fit le type d'une famille nouvelle de Thysanoures. L'hésitation qu'il ressentit à situer sa trouvaille se retrouve dans le nom spécifique choisi : *Anisosphaera problematica*. Ce problématique animalcule ne fit plus parler de lui, ensuite, jusque vers 1899. A cette époque, l'un des plus éminents entomologistes contemporains, SILVESTRI, eut l'occasion d'en étudier quelques exemplaires récoltés en Italie, entre autres par DODERO. Il tira de cet examen des conclusions formelles. L'*Anisosphaera* devait former le type d'un ordre nouveau, proche des Collemboles « avendo avuto probabilmente il suo punto di partenza da forme vicine ai progenitori dei Collemboli stessi ». Il ne s'arrêtait pas aux différences de segmentation entre *Anisosphaeridia* et *Collembola*, considérées comme secondaires.

Le nouvel ordre n'eut qu'une vie très brève. Dès la même année 1899, en effet, de PEYERIMHOFF, ignorant l'Anisosphaeride de SILVESTRI, décrivit la larve d'un Coléoptère Scydménide du genre *Cephennium*. Ces deux organismes étaient identiques et, la même année, BERGROTH put relever le fait et établir de façon définitive l'identité de ces formes. L'ordre des *Anisosphaeridia* avait vécu. Depuis, JEANNEL, IONESCO et moi-même avons décrit diverses larves du genre, de sorte qu'il commence à être bien connu (fig. 4).

### Les différents types larvaires.

Les larves peuvent présenter des types morphologiques très divers. Les formes des larves d'Insectes à métamorphoses incomplètes se rattachent à celles de leurs imagos, et leur classification indépendante ne serait pas d'un gros intérêt. Par contre, les formes larvaires des Holométaboles n'ont plus aucun rapport avec la forme de leurs adultes. On n'en peut donner de meilleur exemple que la Chenille et le Papillon, ou l'Asticot et la Mouche. Ces larves étant complètement isolées de leurs adultes, il peut être nécessaire d'en établir un classement propre. D'assez nombreux essais en ont été faits. D'une façon très générale, on peut diviser les larves d'Insectes à métamorphoses complètes en quatre grands types morphologiques. Admettant que ces types dérivent, par spécialisation progressive, d'un stade larvaire voisin

1. E. MJÖBERG, The mystery of the so-called « Trilobite larvae » or « Perty's larvae » definitely solved. *Psyche*, XXXII, 1925, p. 119-152, pl.

Source MNHN, Paris

de l' « Ur-Insekt », de l'ancêtre prototypique des Insectes, on les a classés dans l'ordre suivant :

1) *Larves campodéiformes.* — Ce sont des larves coureuses, terrestres, à pattes assez longues, abdomen terminé par deux longs cerques mobiles, antennes insérées très en avant sur la calotte cranienne, ocelles en général groupés, pièces buccales de type carnassier. C'est le type des larves prédatrices et on le retrouve, plus ou moins remanié, chez les Coléoptères *Adephaga*, *Staphylinoidea*, la première larve des *Meloidae* et des *Rhipiphoridae*, les Névroptères et les Mégaloptères, la première larve des Strepsiptères. Ce type général comporte des subdivisions, et on a ainsi caractérisé un type

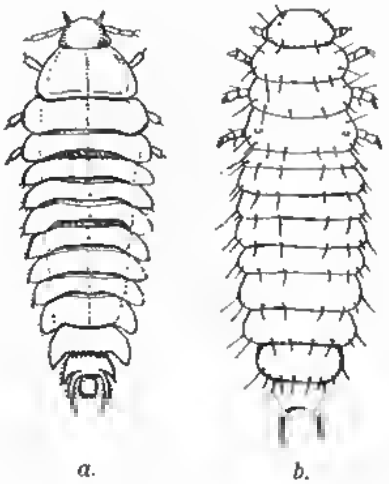



Fig. 5. — Deux types larvaires de Staphylinoïdes : *a.* Type onisciforme de Silphide. — *b.* Type parasite, dégénéré, de *Platypsyllus castoris* Rits. (d'après Paulian).

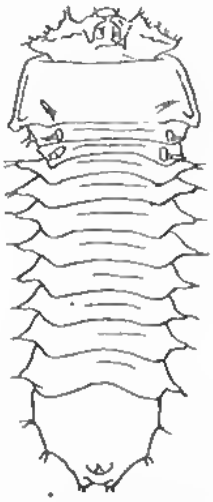


Fig. 6. — Larve d'un Lepturite corticole d'Indochine, à corps très aplati et élargi (d'après Paulian).

dytiscidien, pour ses formes aquatiques. D'autre part, on peut y rattacher des formes, terrestres ou aquatiques, à pattes plus ou moins réduites : Hydrophilides ou Histérides.

2) *Larves éruciformes.* — Larves cylindriques, molles, en général phytophages, à pattes courtes, tête à cadre buccal toujours dirigé vers le bas, à trou occipital très grand ; pattes souvent avec un coussinet à la base de la griffe ; des fausses pattes abdominales en nombre variable, pas de cerques. Ce type est basé sur les Chenilles de Lépidoptères, auquel il doit son nom (*eruca*, en latin, désignant une Chenille). Mais on le retrouve chez les Mécoptères, les Tenthrèdes, les larves de Cérambycides, de Mordellides, et même certaines larves de Charançons, comme les larves de *Cionus*, et les larves de Chrysomélides. Les fausses pattes sont parfois remplacées par des tubercules épineux ou des ampoules ambulatoires ; elles peuvent aussi faire

Source : MNHN, Paris

complètement défaut, comme c'est le cas chez les larves de Chrysomélides. La plupart des larves de *Cucujoidea* dérivent d'un type éruciforme.

3) *Larves mélolonthoïdes.* — Leurs caractères généraux sont ceux des larves éruciformes, mais le corps est très renflé, arqué, et incapable de se déplacer sur le ventre à la surface du sol. Normalement ces larves se meuvent au sein de la terre ou des fumiers. Les plus agiles d'entre elles, placées sur une surface qu'elles ne peuvent traverser, rampent sur le dos (Cétonides) ou sur le flanc (*Phaeochrous*). Le type mélolonthoïde paraît propre aux Coléoptères.

4) *Larves apodes.* — Type exclusif des Hyménoptères autres que les Tenthrèdes, des Diptères et des Coléoptères Curculionides. Le corps est mou,

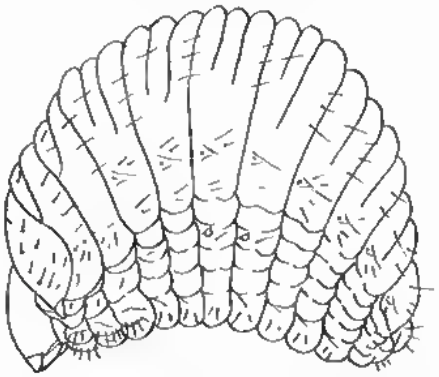


FIG. 7. — Larve apode de *Sitophilus orizae* L. (d'après PAULIAN).

épais, sans trace de pattes, à tête réduite et en général enfoncée dans le prothorax, et appendices céphaliques très peu développés, sauf exceptions rarissimes. On peut y reconnaître deux groupes, selon que la tête a presque complétement régressé, la calotte cranienne n'existant pratiquement plus (type acéphale des asticots de Muscides) ou que la tête est encore bien individualisée (type eucéphale des larves de Charançons).

D'une façon très générale on doit considérer que le type morphologique larvaire est fonction du mode d'existence. C'est ainsi que les larvules mobiles de Chalcidiens ont un corps fusiforme et deux soies styliformes et rappellent les larves campodéiformes carnassières. De même, les différents types larvaires successifs des Méloïdes sont en rapport étroit avec leur genre de vie. Mais il ne faut pas exagérer la rigueur de ce rapport. Le régime carnassier de maintes larves de Culicides ne les a pas rendu campodéiformes ; apodes, ces larves ne montrent, comme particularité notable, que leurs antennes préhensiles. Il en va de même pour les asticots hématophages des Tabanides. Parmi les Coléoptéres, les larves carnassiéres d'Elatérides ne se distinguent pas des larves phytophages du même groupe ; les larves phytophages d'*Amara* ou de *Zabrus* n'ont pas une autre forme que les larves carnassières de Sphodrides. On peut évidemment expliquer ces discordances

Source : MNHN, Paris

en faisant appel au facteur temps. Les formes à structures aberrantes n'auraient changé de régime que depuis peu. Il paraît plus logique de supposer qu'à chaque groupe systématique correspond un ou plusieurs types larvaires assez étroitement définis. Ces types, et les modes de vie, étant en nombre limité, il s'est établi peu à peu un certain parallélisme entre les deux, coïncidant avec l'utilisation optima des diverses structures ; puis l'emploi de ces structures dans des conditions identiques les a modelées superficiellement en leur donnant une certaine homogénéité apparente. Il n'en reste pas moins que la structure larvaire doit compter parmi les caractères définissant les coupes systématiques.

Source : MNHN, Paris

# II. — LES FAITS ET LES CAUSES DU DÉVELOPPEMENT

## L'évolution normale.

Avec la définition du stade larvaire à laquelle nous nous sommes arrêtés, on aurait pu s'attendre à ce que ce stade soit semblable à lui-même, immuable, pendant toute sa durée. En réalité il n'en est pas toujours ainsi.

Dans la majorité des cas les larves adultes ne diffèrent des stades jeunes que par les proportions des diverses parties du corps. Comme dans presque tous les autres organismes, la croissance de certaines régions, comme en règle générale la tête, est allométrique et se fait selon une allométrie minorante.

Mais les différences peuvent être plus importantes. Souvent, outre les proportions, elles portent sur la structure, voire sur la présence de divers organes. On peut alors mettre en évidence une série de stades larvaires souvent très dissemblables. Tous les intermédiaires s'observent entre les cas extrêmes fournis par des formes parasites : Méloïdes, Strepsiptères, Hyménoptères — pour lesquels on a proposé les noms d'hypermétabolie, polymétabolie, hypermétamorphose — et la simple croissance allométrique. C'est ce qui a permis à divers auteurs d'établir une division des Insectes en onze groupes, basés sur des particularités du développement larvaire. Cette classification, aux termes barbares d'homométaboles, remotaboles, etc., ne nous retiendra pas ici.

Au premier degré de cette échelle nous placerons les cas d'évolution sans interposition de stades supplémentaires, mais avec acquisition progressive de nouveaux organes.

Un bon exemple est donné par l'Ephémère *Ecdyonurus forcipula* (Voll.) Pict. Gros (1) a pu comparer les six premiers stades larvulaires :

au stade I, il n'y a pas de trachéobranchies abdominales ;

au stade II, les trachéobranchies apparaissent sur les segments V et VI ;

au stade III, ces trachéobranchies s'allongent ;

au stade IV, les trachéobranchies sont présentes sur les segments IV-VII ;

au stade V, les trachéobranchies sont présentes sur les segments III-VII ;

au stade VI, les trachéobranchies sont présentes sur les segments II-VII.

1. A. Gros, Etudes sur les premiers stades des Ephémères du Jura français. *Ann. Biol. lacustre*, XII, 1923, p. 49-74, 12 fig.

Source : MNHN, Paris

De même, Samal a donné le tableau suivant pour le Plécoptère *Perla abdominalis* Burm.

| Stade | Nombre d'articles des cerques | Nombre d'articles des antennes |
|---|---|---|
| I | 3 | 9 |
| II | 3 | 9 |
| III | 4 | 11 |
| IV | 5 | 12 |
| V | 6 | 14 |
| VI | 7 | 17 |
| VII | 9 | 16 ? |
| VIII | 10 | 17 |
| IX | 11 | 19-20 |
| X | 13 | 23-24 |
| XI | 17 | 28 |
| XII | 19 | 31 |
| XIII | 20 | 33-37 |
| XIV | 26-28 | 36-39 |
| XV | 32 | 33-41 |
| XVI | 35 | 44-47 |
| XVII | 35-40 | 48-52 |
| XVIII | 36-40 | 58 |
| XIX | 40-45 | 60-65 |
| XX | 40-43 | 60-67 |
| XXI | 49-50 | 79-85 |
| XXII | 48-50 | 79-91 |
| XXIII | 50-54 | 85-96 |

D'après les recherches de Bertrand sur les Coléoptères Hydrocanthares, le développement larvaire de ces Insectes est caractérisé par une série de lentes transformations : multiplication de stade en stade des articles antennaires et des articles des palpes labiaux, développement des franges de soies natatoires des pattes ; chez les Haliplides ce sont des prolongements spiniformes tergaux qui se multiplient et s'accroissent.

Parfois, au lieu de l'apparition progressive de nouveaux organes, l'ontogenèse est caractérisée par la régression d'organes très développés chez la jeune larve. Ainsi, chez les Cérambycides du genre *Vesperus*, la larvule porte, sur les côtés du corps, de longs poils raides, qui disparaissent au stade suivant et sont complètement aberrants pour le groupe systématique considéré. De même les ovirupteurs : épines, sclérites précoces, de beaucoup de larves, disparaissent après le premier stade. De même encore, certaines larvules de Bruchides ont des pattes articulées et mobiles, alors que le second stade larvaire n'a plus que des bourrelets informes. Chez les Lépidoptères « sap-feeders » l'évolution ontogénétique est marquée aussi par des régressions.

Source : MNHN, Paris

A tous ces types, encore relativement simples, se rattachent ceux de beaucoup de larves parasites dont le premier stade recherche activement la proie qui nourrira les stades suivants. On en rencontre des exemples chez les Diptères, les Strepsiptères et les Coléoptères.

De l'œuf naît une larvule active, en général tout à fait analogue aux larves normales du même groupe, à vie libre. Elle possède, en particulier, les mêmes appendices, et les mêmes organes sensoriels, que ses sœurs. Qu'au cours de ses déplacements, ce premier stade rencontre un animal susceptible de

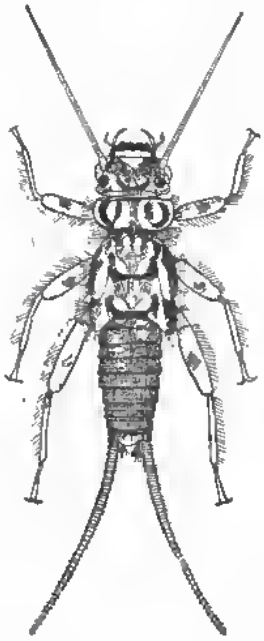


FIG. 8. — Larve de *Perla abdominalis* Burm. (d'après LESTAGE).

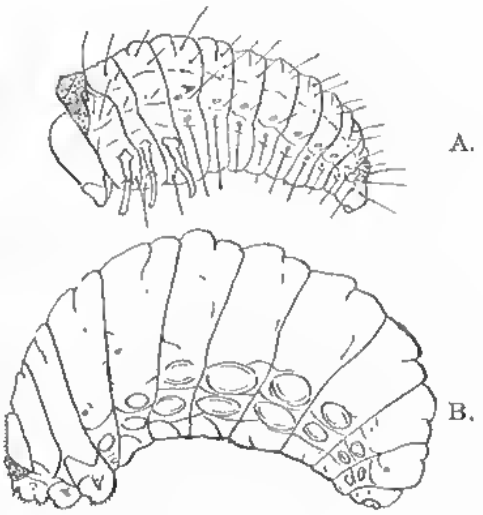



FIG. 9. — Les deux stades larvaires du Bruchide *Acanthoscelides obsoletus* Say : A. Larves néonates à pattes bien développées. — B. Larve adulte, apode (d'après PAULIAN).

lui servir de proie, il s'y fixe ; après une période relativement brève pendant laquelle il se nourrit, il présente une mue régressive : les appendices locomoteurs, s'ils étaient présents chez la larvule, les cerques, les organes sensoriels et surtout les ocelles, s'effacent ou disparaissent. La seconde forme larvaire prend l'aspect d'un sac mou, très peu sclérifié, à segmentation indistincte. Cette évolution est de règle chez les Strepsiptères. Elle est peu marquée chez les Diptères, puisque leurs larves, même celles qui ont une vie libre, sont constamment apodes. Chez les Coléoptères on en retrouve des exemples, sporadiques, dans des groupes divers : Colydiides, Catogénides et Bothridérides parasites de Coléoptères xylophages, *Lebia* parasites de Galérucelles, certains Aléochariens parasites de Diptères, Rhipiphorides parasites d'Orthoptères, d'Hyménoptères ou de Thysanoures.



Source : MNHN, Paris

Les complications entraînées par la vie parasitaire peuvent être encore plus considérables. Chez beaucoup d'Hyménoptères endoparasites, dont la larve se développe dans l'œuf ou la larve d'autres Insectes, il existe plusieurs formes larvaires successives d'aspect insolite. Le premier stade, nommé larve cyclopoïde, n'a pas d'organisation interne achevée, mais seulement l'ébauche de quelques appareils. Les stades suivants, qui rappellent des Rotifères et ont été nommés hystricobdelloïdes, sont un peu plus organisés ; des stades d'aspect plus normal leur font suite (fig. 10). Etant donné l'état

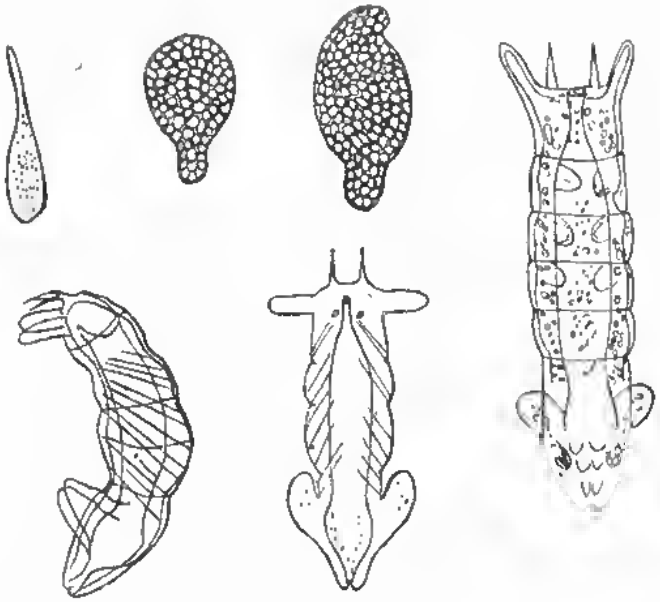


FIG. 10. — Stades successifs du Chalcidien *Anagrus subfuscus*, parasite des œufs d'*Erythromma najas* (d'après GANIN).

embryonnaire des premiers stades, on peut considérer que ce polymorphisme larvaire est dû à l'éclosion précoce d'œufs plongés dans un milieu nourricier. Les formes réalisées sont sans rapports avec l'embryologie normale du groupe ou avec sa phylogénie.

L'éclosion peut se faire à un stade d'organisation très précoce, la segmentation abdominale étant incomplète, tandis que la tête montre encore des traces de segments et est privée de mandibules et de labium.

### L'hypermétamorphose.

Toutes les modifications du cycle normal décrites plus haut se font sans apparition de stades supplémentaires, par simple transformation, partielle ou totale, de certains des stades normaux. Dans d'autres groupes : Coléoptères Méloïdes, Staphylinides, Drilides, Micromalthides, certains Lépidoptères, il existe de véritables stades supplémentaires, d'où le nom d'hyper-

Source : MNHN, Paris

métamorphose ou de polymétabolie qui a été donné à leur développement. Chez les Staphylinides Aléochariens, KEMNER a décrit deux types de cycles

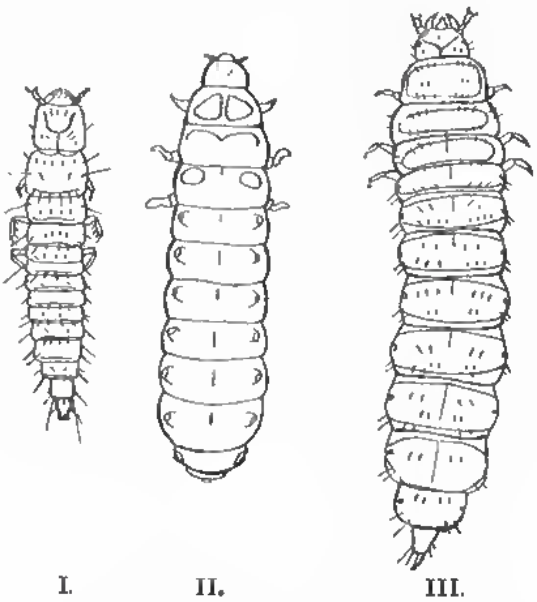



FIG. 11. — Les trois stades larvaires successifs d'*Aleochara curtula* Goeze (d'après KEMNER).

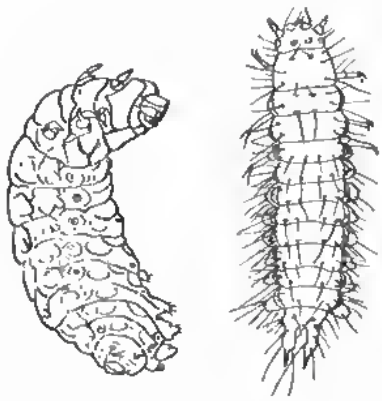



FIG. 12. — Stades larvaires I et II de *Dritus flavescens* Rossi (d'après BÖVING et CRAIGHEAD).

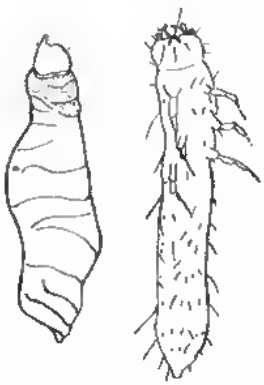



FIG. 13. — *Micromalthus debilis* Lec. — I. Larve pœdogenétique. — II. Larvule caraboïde (d'après BARBER).

pour les formes parasites. Chez les uns, le premier stade, actif, recherche un puparium de Diptère, y pénètre et est suivi de deux stades à appendices atrophiés, qui restent enclos dans l'enveloppe externe de leur hôte, où la

Source : MNHN, Paris

nymphosé a lieu. Chez *Aleochara curtula* Goeze, au contraire, le second stade, à appendices effacés, est suivi d'un troisième stade actif, à pattes et appendices céphaliques développés ; cette larve quitte le puparium et se creuse en terre une loge de pupaison.

Chez les Drilides il existe, de même, trois stades larvaires. Mais, selon les conditions extérieures, le second stade de ces mangeurs d'Escargots, amorphe

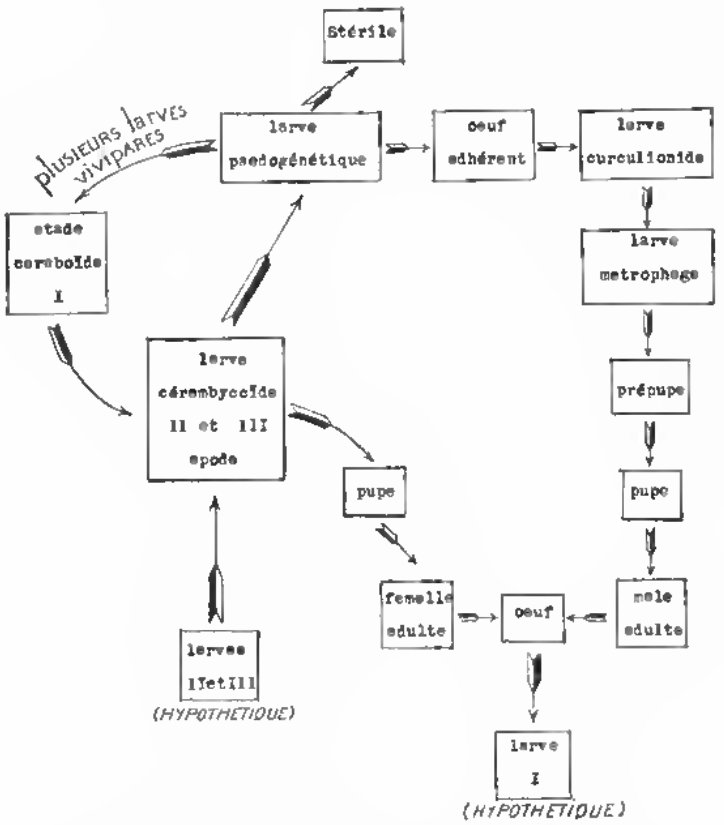



Fig. 14. — Cycle de *Micromalthus debilis* Lec., adapté de Barber (d'après Paulian).

et à appendices réduits, est suivi par un troisième stade qui lui est semblable, ou par un stade dit « larve d'hiver » qui reprend la plupart des caractères de la larve primaire et est actif comme elle.

Chez les Micromalthides (fig. 13 et 14) la complication du cycle est inouïe. Il n'existe pas moins de neuf stades larvaires. Malheureusement nous ne savons pas encore ce qui détermine les orientations diverses que peuvent prendre certains de ces stades ; leur enchaînement même n'est pas acquis de façon définitive.

Mais c'est chez les Méloïdes et certains Lépidoptères que la complexité du cycle est le plus considérable, avec apparition de stades apparemment inutiles.

Source : MNHN, Paris

Chez les Lépidoptères mangeurs de sève déjà cités, et étudiés par de Gryse, les modifications du cycle normal sont très variables selon les espèces. Les stades morphologiquement anormaux peuvent s'étendre sur toute l'évolution larvaire, ou se localiser aux deux premiers âges, envahir encore la moitié du troisième âge, ou porter sur la totalité des trois premiers âges. De même on a pu mettre en évidence dans certaines espèces un stade d'immobilité, intercalé entre deux stades actifs, une hypnothèque comparable à celle des Méloïdes ; cette hypnothèque fait défaut dans d'autres espèces.

De même, chez les Cyclotornides à stade larvaire adulte myrmécophile, hôte des *Iridomyrmex*, il s'intercale une pseudopupe entre ce stade, oniscoïde,

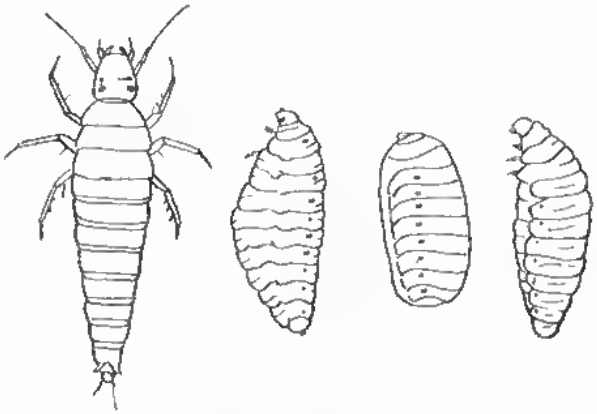



Fig. 15. — Stades larvaires successifs de *Sitaris muralis* Först. (d'après Fabre) : I. Triongulin. — II. Larve secondaire. — III. Hypnothèque. — IV. Larve tertiaire.

et le premier stade qui vit sur le corps des Hémiptères Jassides. Cette pseudopupe est même enclose dans un cocon.

C'est chez les Méloïdes que l'hypermétamorphose a été découverte par Fabre, et c'est aussi chez eux que ses divers aspects ont été le mieux étudiés, en tout premier lieu par le Dr Cros. De l'œuf de ces Insectes naît une larvule active, ou triongulin, à l'aspect de larve prédatrice. Selon les groupes, cette petite larve emploie des procédés divers pour gagner la cellule d'Hyménoptère Mellifère Solitaire ou la ponte d'Orthoptère dont elle doit se nourrir : transport passif ou recherche active. Une fois parvenue dans la cellule de son hôte, la larvule en détruit l'œuf, puis subit une mue. La nouvelle larve, de type caraboïde très atténué, se nourrit des provisions accumulées par son hôte, puis, après une mue, prend l'aspect mélolonthoïde. Deux autres mues amènent cette larve à un stade d'immobilité, sans pattes ni appendices céphaliques : la larve contractée, la pseudonymphe ou l'hypnothèque selon les auteurs. Suit une larve prénymphale rappelant la larve caraboïde ; mais cette larve ne se nourrit jamais : bien plus, elle reste souvent enfermée dans l'hypnothèque dont elle ne brise pas, alors, l'enveloppe. A cette larve

Source : MNHN, Paris

fait suite une nymphe normale, puis un imago. Ce schéma-type peut présenter des variantes fort intéressantes à connaître. Chez certaines espèces le stade hypnothèque peut, à l'occasion, faire défaut ; parfois, au contraire, la larve prénymphale donne une nouvelle hypnothèque, d'où sortira une nouvelle larve prénymphale donnant elle-même une nymphe véritable. D'autre part, chez les *Tricrania* on n'a jamais observé de stade hypnothèque. Enfin on a pu établir que, chez certains Méloïdes, l'hypermétamorphose était facultative et dépendait des conditions de milieu (1) ; on passe ainsi au cas des Clérides dont tant d'espèces pratiquent un prédatisme spécialisé, et dont le développement peut comporter des phases de repos, sans différenciations morphologiques cependant. Chez *Trichodes ornatus* Say, à trois stades actifs font normalement suite deux stades de repos, mais sous l'influence des conditions extérieures il peut parfois apparaître un troisième stade de repos (2).

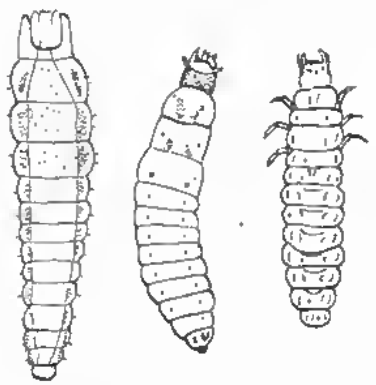



FIG. 16. — Foetométamorphose chez les Cantharides : I et II. Les deux premiers stades foetaux libres de *Telephorus rustica* Fall. (d'après VERHOEFF). — III. Larve adulte de *Malthodes* sp.

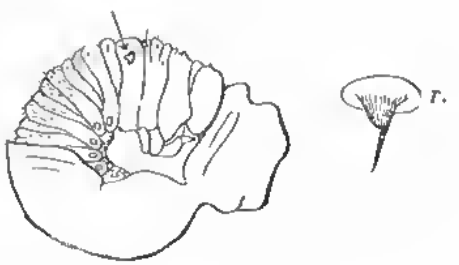



FIG. 17. — Ruptor ovi d'*Anomala* (d'après RITTERSHAUS). La flèche indique la position, sur la larvule encore engagée dans l'œuf, du sclérite spécialisé ; en *r*, détail agrandi de ce sclérite.

### La foetométamorphose.

A tous ces cycles anormaux par transformation de certains stades ou par apparition de stades supplémentaires, il faut encore rattacher les cas de foetométamorphose décrits par WERHOEFF chez les Cantharides. Chez certains de ces Insectes, le premier stade postembryonnaire, à vie libre, est encore apode, sans appendices céphaliques individualisés. De plus cette larvule ne parvient au premier stade larvaire de type normal qu'après une ou deux mues. Ceci n'est pas sans évoquer le stade larvulaire des Mantides par exemple.

1. W. R. HORSFALL, *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXIV, 1941, p. 114-126.
2. E. G. LINSLEY et J.-M. MAC SWAIN, *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXVI, 1943, p. 589-601.

Source : MNHN, Paris

Avant de passer à la description des cycles contractés, il faut insister sur le fait qu'on ne saurait établir une série linéaire avec tous les cycles complexes que nous venons de décrire.

Certains en effet relèvent de simples « métamorphoses adaptatives ». C'est la signification des ovirupteurs, des poils allongés des *Vesperus*, de la griffe trifide et du pinceau de poils céphaliques des triongulins. Tous ces organes sont des néacquisitions pour le groupe systématique ; leur présence semble en rapport avec une fonction déterminée, en général, elle aussi, anormale pour le groupe. Ainsi les poils des *Vesperus* aident à la locomotion souterraine de ces larvules, mais les Cérambycides sont normalement endophytes. Il n'y a donc pas là conservation d'un caractère archaïque, mais acquisition d'un nouveau caractère.

Les autres sont des « métamorphoses de développement ». Tel est le cas observé pour les trachéobranchies des Éphémères. Ces métamorphoses peuvent, elles, avoir une signification phylétique.

Quant à la signification des hypermétamorphoses véritables, c'est-à-dire à stades inutiles, elle nous échappe actuellement. Que les conditions extérieures y jouent un rôle, comme elles le font pour les Drilides, c'est certain ; mais on ne voit pas à quoi correspond ce stade d'immobilité qui, autant qu'on le sache, n'est l'occasion d'aucune transformation interne et ne saurait par suite être comparé au stade nymphal.

### La viviparité.

Aux cycles à complexité accrue s'opposent, avons-nous dit, des cycles contractés. Le plus simple de tous est celui des espèces vivipares.

Chez de nombreux Diptères, les œufs se développent pendant la descente dans les voies génitales, si bien qu'au moment de la ponte ce sont de jeunes larvules qui sont libérées. Le cas est particulièrement fréquent chez les *Lucilia*.

Chez certains Chrysomélides, de même, l'œuf éclôt juste avant d'être déposé. Enfin chez quelques Staphylinides termitophiles : *Coroloca*, etc., les jeunes larves demeurent quelque temps dans les voies génitales de la mère et sont déposées à un stade déjà assez avancé.

### La pupiparité.

Chez quelques Diptères, formant essentiellement les familles des *Hippoboscidae*, *Nycteribiidae* et *Streblidae*, mais aussi chez les Glossines, la *Musca corvina*, etc., ce ne sont même plus des larves assez jeunes, mais des larves au stade prépupal qui sont déposées par la mère. Elles se transforment presque aussitôt en puparium, de telle sorte qu'il n'y a chez elles presque plus de stade larvaire libre. Ce mode particulier de développement leur a valu le nom de Pupipares. Naturellement la fécondité de la femelle est extrêmement réduite par cette longue gestation.

Source : MNHN, Paris

**La paedogenèse.**

Au lieu de voir disparaître l'un des premiers stades du développement, on peut concevoir que ce soit le stade adulte qui s'efface. Cette reproduction par les larves, ou *paedogenèse*, est connue, de façon au moins intermittente, chez un Coléoptère et quelques Diptères Cécidomyides. On peut, chez eux, voir se succéder plusieurs générations paedogénétiques sans apparition de formes adultes, mais celles-ci doivent toujours, à un moment ou à un autre, s'intercaler dans le cycle.

Pour le Coléoptère *Micromalthus*, le fait de la paedogenèse a été constaté, sans que son mécanisme ait été élucidé. Mais il serait possible que ce que l'on a considéré comme une larve paedogenétique ne soit qu'une femelle néoténique, comparable aux femelles de tant de Malacodermes.

Au contraire, pour les Diptères, on a pu pénétrer plus avant dans le mécanisme du phénomène. C'est chez le *Miastor* que Nicolas Wagnen découvrit, en 1861, le mode spécial de reproduction nommé paedogenèse. Accueilli d'abord avec scepticisme, mais retrouvé ensuite chez d'autres espèces, il est, à ce jour, connu parmi les Cécidomyides, chez les *Miastor*, *Oligarces*, *Pero*, *Mycophila* et *Piezomyia* ; en outre, on soupçonne son existence chez *Frirenia*, *Leptosyna* et *Collia*. Il s'accompagne d'un polymorphisme larvaire assez faible, mais rappelant un peu celui des *Micromalthus*.

Essentiellement, la paedogenèse des *Miastor* tient au développement parthénogenétique, précoce, des œufs dans une paire d'ovaires larvaires situés dans les segments X et XI.

On a pu distinguer trois types de larves paedogenétiques :

*a*) Des larves dites normales, d'un blanc crémeux, à pièces buccales normalement développées, qui donnent naissance, par viviparité, à de cinq à trente larves semblables, capables de continuer le cycle des reproductions paedogénétiques, dans des conditions de milieu favorables.

*b*) Des larves dites migratrices, colorées par un pigment orangé, à tube digestif fonctionnel, et non plus fermé, et à mouvements actifs. Quoique moins fécondes, elles se comportent comme les précédentes, dont elles ne sont en somme qu'une variante physiologique née de conditions de milieu défavorables.

*c*) Des larves dites imaginales, qui correspondent parfaitement aux véritables larves normales des autres Diptères et qui, comme elles, donnent des adultes après pupaison.

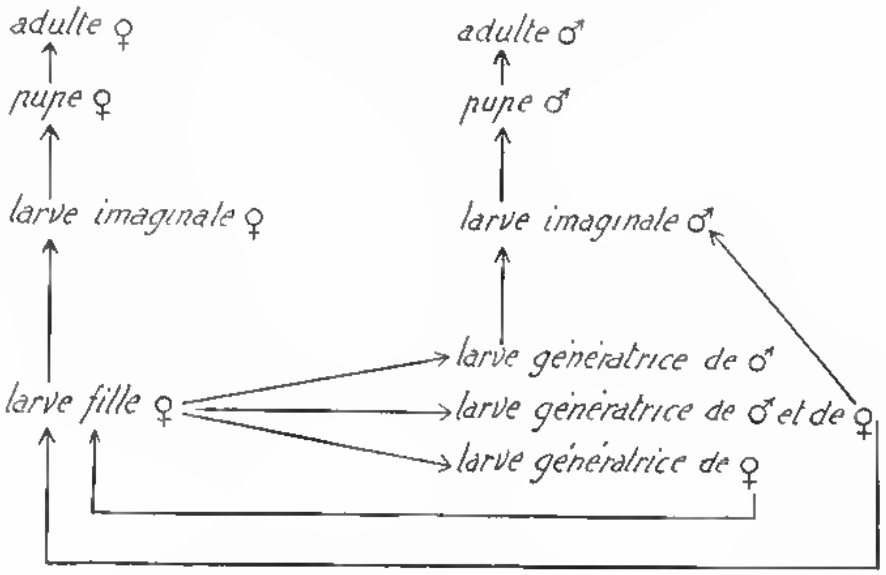
On a pu évidemment établir que l'apparition des différentes formes larvaires est sous la dépendance des conditions de milieu, mais on discute encore pour savoir quelles sont justement celles de ces conditions qui sont déterminantes : lumière ? chaleur ? humidité ? accumulation de déchets ? concentration des larves ?

De même on ne connaît encore qu'imparfaitement l'enchaînement même de ces stades et le mode d'apparition des larves de la troisième catégorie aux dépens des larves paedogenétiques normales.

Source : MNHN, Paris

Gabritchewsky suppose, sans l'avoir pourtant établi de façon certaine, que les larves imaginales auraient une origine différente selon leur sexe. Les larves destinées à donner des mâles dériveraient d'un œuf unique, énorme, se développant dans une larve paedogenétique normale ; les femelles dériveraient d'une larve paedogenétique subissant une mue supplémentaire.

Le cycle des *Oligarces* peut se schématiser comme suit :




On a pu observer la ponte des imagos, mais elle paraît relativement exceptionnelle. Le déterminisme du devenir des larves-filles ♀ a été étudié par Ulrich.

D'après cet auteur la vitesse de croissance de ces larves, leur taille et leur fécondité dépendent de la concentration en éléments nourriciers et de la concentration en spores de *Penicillium*, du milieu de culture. Il existe une corrélation étroite entre la taille et la fécondité des trois types de larves-filles ; mais il ne semble pas que la destinée de ces larves dépende des conditions de milieu (1).

On doit rapprocher de la paedogenèse les cas signalés chez *Dutiticola paradoxa* Mjöb. et des Lycides où la ponte de larves, ou de femelles larviformes serait suivie de mues (2).

D'autre part, à côté de ces cas de paedogenèse, soit constante, soit régulièrement cyclique, ou au moins déterminée par des facteurs intervenant

1. H. Ulrich, Ueber den Einfluss verschiedener, den Ernährungsgrad bestimmender Kulturbedingungen auf Entwicklungsgeschwindigkeit, Wachstum und Nachkommenzahl der lebendgebärenden Larven von *Oligarces paradoxus* (Cecidom., Dipt.). *Biol. Zentralbl.*, 63, 1943, p. 109-142, 13 fig., 7 tabl.

2. E. C. Rosenberg, Neue Lyciden-Larven. *Entom. Meddel.*, XXIV, 1943, 42 p., 8 pl.

Source : MNHN, Paris

normalement au cours de la vie larvaire, il peut probablement exister une paedogenèse accidentelle, due à des causes venant empêcher la réalisation de la forme adulte. Du moins est-ce là l'interprétation la plus satisfaisante d'une curieuse observation de GOETGHEBUER. Cet auteur a, en effet, décrit un cas de myase intestinale à larves associées de *Fannia* et de *Teichomyza*, dans laquelle les selles du malade renfermaient des œufs de Diptères, en l'absence de toute pupe ou adulte (1).

Dans tout ce qui précède nous avons établi un certain nombre de catégories tranchées. En réalité, il existe tous les intermédiaires entre ces groupes. Bien plus, la présence chez des Paurométaboles comme les Mantes, d'un stade apode, très transitoire, fournit une sorte de chaînon entre Paurométaboles et Holométaboles, évoquant tout à fait la prélarve des Cantharides. Tout se passe comme si les différences résidaient plus dans l'importance relative prise par tel ou tel stade que dans l'existence même de ces stades. Mais cette conception, entrevue par LUBBOCK, a été formellement condamnée par des auteurs éminents comme PÉREZ. Elle pourrait tirer argument cependant de l'existence d'une mue nymphale supplémentaire chez le Coléoptère *Homalisus*, ce qui reviendrait à considérer que cet Insecte présente un subimago, puis un imago.

### Longévité et diapause.

Beaucoup de larves ont une vie normale s'étendant sur six à huit mois, et ne présentent alors qu'une génération par an, ou sur 3 à 4 mois, avec deux générations par an. Mais l'évolution peut être beaucoup plus rapide ; pour beaucoup de *Staphylinoidea* le cycle complet : œuf à œuf, ne prend pas plus d'un mois ; pour les Chironomides et les Culicides, il peut même prendre moins d'une semaine.

D'autres larves vivent, au contraire, très longtemps. La vie larvaire normale de maints Lucanides et Cérambycides couvre trois à quatre ans, celle de divers Odonates de deux à trois ans. Tout le monde connaît la fameuse Cigale de dix-sept ans, tristement célèbre par les ravages périodiques qu'elle exerce aux Etats-Unis, et dont la vie préimaginale est en effet de dix-sept ans. D'autre part, dans les conditions anormales de la captivité ou lorsqu'elles se développent dans des meubles ou des planchers, les larves de Cérambycides et de Buprestides peuvent prolonger de façon extraordinaire leur existence. En captivité on a obtenu des chiffres de 8, 13, 21, 25, 31 et même 45 ans (2). Cette survie anormale paraît tenir à la sécheresse du milieu exploité, ce qui ralentit énormément la croissance. On peut expli-

1. M. GOETGHEBUER, Note sur un cas de myase intestinale. *Bull. Ann. Soc. ent. Belg.*, LXVIII, 1928, p. 237.

2. J. C. J. GAHAN, A long lived Longicorn larva. *Trans. ent. Soc. London*, 1924, p. 3. — H. v. LENGERKEN, Langlebigkeit bei Käfern und deren Larven. *Mitt. deutsch. entomol. Gesells.*, I, 1930, p. 84-88. — E. G. LINSLEY, *Pan Pac. Ent.*, XX, 1944, p. 53.

Source : MNHN, Paris

quer par un ralentissement analogue du métabolisme la survie de larves adultes de *Hornia*, à jeun, pendant cinq ans (1).

La longévité larvaire est évidemment plus grande pour les formes de grande taille, mais elle est encore fort appréciable pour de petites larves. C'est ainsi qu'à jeun, et à la température du laboratoire, des larves du Dermestide *Trogoderma tarsale* Lec. peuvent survivre 240 jours, si l'on part d'individus d'un millimètre de long, et 2.190 jours si leur taille est de huit millimètres (2).

Mais, même dans les conditions normales, la durée de la vie larvaire n'est pas toujours proportionnelle à la taille finale de l'Insecte et à son régime alimentaire. Guéniat a pu montrer que le développement normal des petits Élatérides herbivores et détritivores du genre *Agriotes* s'étale sur trois à cinq ans.

Quelle que soit sa durée, l'évolution larvaire est souvent coupée d'une phase d'arrêt dite « diapause ». Cette diapause est parfois en rapport avec le cycle des saisons. Au Sahara on observera une diapause estivale par sécheresse ; en montagne on aura plus souvent une diapause hivernale, par froid ; en région équatoriale la diapause se situe souvent à la période de pluviosité maxima. Dans les limites d'une même grande région climatique, cette diapause se modifiera en fonction des microclimats. Ainsi s'expliquent, par exemple, la diversité des cycles des Cicindèles — selon qu'on les observe aux Etats-Unis, en France ou au Maroc — et leur hibernation à des stades différents.

Mais il existe aussi parfois une diapause intrinsèque, indépendante dans son apparition des conditions de milieu. Elle est particulièrement bien connue chez les Diptères où elle a été étudiée par Mlle Cousin, et, à cause de son importance économique toute spéciale, chez les Vers à soie. Chez ces derniers on a pu montrer que l'importance de la diapause, déterminant le caractère univoltin ou polyvoltin du cycle, était sous la dépendance de facteurs génétiques.

Il est parfois possible de rompre les diapauses intrinsèques par l'emploi d'excitants extérieurs convenablement choisis : par exemple avec des chocs thermiques. Mais il est aussi des cas où rien n'a pu modifier le cours normal de la diapause.

### Les trois périodes de la vie larvaire.

Tout comme la maturité sexuelle introduit dans la physiologie des adultes des éléments nouveaux qui obligent à considérer séparément les comportements d'avant et d'après la puberté, le développement d'une larve est marqué d'étapes successives. A chacune de ces étapes correspond un psychisme particulier. Naturellement, selon les modes de vie, la signification,

1. E. G. Linsley et J. W. Mac Swaine, Longevity of fifth instar larvae of *Hornia Boharti* Linsley. *Pan Pac. Ent.*, XXI, 1945, p. 88.

2. N. S. Rustum Maluf, The longevity of Insects during complete inanition. *Amer. Natur.*, LXXIII, 1939, p. 280-284.

Source : MNHN, Paris

voire le nombre de ces étapes, changera ; mais d'une façon toute schématique on peut en reconnaître trois bien marquées. La vie larvaire peut se diviser ainsi :

*a*) l'éclosion et le premier intermue ;

*b*) les intermues suivants ;

*c*) la fin du dernier intermue ou période prépupale.

Ces coupes chronologiques s'appuient parfois sur des transformations morphologiques.

Même chez les Paurométaboles, comme certains Orthoptères, l'éclosion se fait sous une forme spéciale, une larve apode qui se dégage de l'oothèque. Chez la très grande majorité des parasites, lorsque c'est à la larve qu'incombe la recherche de la proie, seule la larvule en est capable ; dès qu'elle est bien fixée en place, elle subit une mue de régression. Chez beaucoup d'Insectes, le premier stade a des épines ou des sclérites, l'ovirupteur, qui lui servent à percer le chorion de l'œuf et qui disparaissent ou s'atténuent dès la première mue.

Mais ce ne sont pas tant les caractères morphologiques que les faits de comportement qui fournissent les éléments de cette division.

Alors que l'immense majorité des larves est solitaire, pratiquant à l'occasion le cannibalisme, les larvules, quel que soit leur régime normal, sont très souvent grégaires. C'est ainsi que les larves activement cannibales du Carabique *Pterostichus multipunctatus* Dej. (1), celles de maints Chrysomélides, Galérucides (2) ou Cassides (3) restent rassemblées pendant le premier intermue, pour ne se séparer que plus tard. Par contraste, chez beaucoup de Charançons et de Diptères, la première larve est vagabonde, les stades suivants s'immobilisant dans les tissus végétaux choisis.

Le dernier stade larvaire, s'il est plus lent, plus mou, que les autres, ne s'en distingue pourtant pas, en général, par des caractères morphologiques, mais il a aussi son psychisme propre. Brusquement, à ce moment, des formes sédentaires s'activent ; des larves qui se sont développées paisiblement au sein d'une baie ou d'un fruit, ou dans une galle (Charançons, Criocères, Tenthrèdes, Diptères), s'en écartent à leur maturité pour aller s'enfoncer en terre et s'y transformer après avoir parcouru un certain trajet à l'air libre. Descendant le long des troncs ou se laissant glisser sur un fil, beaucoup de Chenilles arboricoles sont aussi atteintes d'un besoin de déplacement. De même encore les larves xylophages : Cérambycides et Buprestides qui, aux stades précédents, dirigeaient leurs galeries vers le cœur du bois, renversent leur marche, s'orientent vers l'extérieur, et viennent se creuser une cellule tout près de la surface. Elles vont même parfois jusqu'à entailler l'écorce fermant la galerie.

1. L. Boldori, Appunti biologici sul *Pterostichus multipunctatus* Dej. *Studi Trentini di Scienze naturali*, XIV, 1923, p. 222-233.

2. M. Lühmann, Beitrag zur Biologie des Schneeballkäfers (*Galerucella Viburni* Payk.). *Zeits. angew. Entom.*, XX, 1934, p. 531-564, 15 fig.

3. F. Ohaus cité par H. v. Lengerken.

Source : MNHN, Paris

C'est aussi à cette période que se situent la plupart des grands voyages collectifs des chenilles processionnaires.

Cependant le changement est plus particulièrement marqué chez les larves aquatiques. Larves d'Hydrophiles, de Dytiques, d'Haliples ou de Parnides, de Libellules, d'Éphémères, de Perles, remontent à la surface ou gagnent les berges, pour y acquérir leur forme terrestre ou aérienne : nymphe, subimago ou imago.

Elles sont, à ce moment, poussées par une nécessité physiologique : un changement dans leur mécanisme respiratoire. Les jeunes stades de toutes ces larves, en effet, ont un système trachéen à peu près complètement clos ; les échanges respiratoires se font en général par un appareil trachéo-branchial complexe et, pour une plus ou moins faible part, à travers la peau. Or, les mesures de Mlle Raffy ont montré que, juste avant leur migration « géodrome », la perméabilité cutanée à l'oxygène de toutes ces larves est extraordinairement diminuée ; en même temps les stigmates s'ouvrent, permettant une respiration aérienne normale. Ainsi s'expliquent la gêne, l'inquiétude, tous les troubles des larves conservées en aquarium à l'état adulte, et l'impérieuse nécessité qui les pousse vers la terre ferme. Cependant quelques expériences de Hickman montreraient que le phénomène n'est pas rigoureusement indispensable. En rendant tout passage à terre impossible, l'auteur américain a pu prolonger la vie aquatique de larves adultes d'Haliplides pendant de nombreux mois.

Il est de ces larves aquatiques, comme celles des Gyrinides, qui ne quittent le fond des eaux que pour gagner la terre. Chez les Perles la venue à terre est l'occasion de véritables migrations, les larves parcourant à l'air des distances parfois considérables.

Toujours au stade prépupal, d'autres larves font preuve d'une remarquable activité de constructeurs. Elles peuvent tisser un cocon de soie comme les Papillons, de chitine comme les *Platydema*, agglomérer des débris organiques ou des cailloux comme les Cétoines et maints Trichoptères ; se creuser une cellule nymphale comme les Staphylinides ; revêtir les parois d'une loge de transformation avec un enduit lisse d'urate de calcium, comme les Cérambycides.

L'analyse psycho-physiologique comparée des larves jeunes et prépupales n'a été que rarement faite. On peut pourtant citer une étude de Götz qui, chez les Vanesses, arrive à l'opposition suivante (1) :

*Larves jeunes.* — Phototactisme positif, géotactisme négatif. Attraction de la plante nourricière s'exerçant par la lumière réfléchie par les feuilles, sans intervention de la forme, recherche du vert en l'absence de tout contraste comme lorsqu'il contraste avec la couleur environnante. Reconnaissance des tiges, même défeuillées, de la plante nourricière (Orties).

*Larves prépupales.* — Phototactisme nul, attraction par l'ombre ; dispari-

1. B. Götz, Beiträge zur Analyse des Verhaltens von Schmetterlingsraupen beim Aufsuchen des Futters und Verpuppungsplatzes. *Zeits. vergleich. Physiol.*, XXIII, 1936.

Source : MNHN, Paris

tion du géotactisme, mais arrêt dans des plans formant avec la verticale un angle de 45° ; le vert n'est plus attractif, par contre le brun et le noir le sont devenus. Aucune attraction pour les tiges défeuillées de la plante nourricière.

La distinction que nous sommes ainsi amenés à faire, de trois périodes larvaires, se retrouve, plus ou moins nette, dans d'autres groupes que les Insectes. Chez les Scorpions, les Araignées, certains Crustacés, le premier stade est souvent caractérisé par un grégarisme et une tolérance mutuelle qui, à la première mue, font place au cannibalisme.

Naturellement, en dehors de ces différences à caractère brusque, il existe, au cours de la croissance larvaire, des modifications physiologiques progressives, insensibles, sauf à l'analyse détaillée. Ainsi l'optimum thermique des jeunes larves de Mouche domestique se situe vers 30°, mais il s'abaisse au cours du développement, pour ne plus être que de 15° chez les larves adultes. Bien des faits analogues ont pu être mis en évidence ; mais ils n'enlèvent rien à la netteté du phénomène que nous venons de décrire.

### Les mues.

La croissance des larves se fait toujours par mues successives. Chez les Crustacés, où les recherches de Drach ont apporté une très claire analyse des faits, on a pu établir que chaque intermue était le siège d'un cycle complet de modifications physiologiques et physicochimiques. Les recherches de Millot et Jonnard ont aussi mis en évidence l'évolution cyclique de certains corps phénoliques, pendant l'intermue des Arachnides. Chez les Insectes la question n'a guère été reprise que pour le Ver à soie, et encore s'est-on limité aux variations d'acidité du milieu intérieur. Damjanowski, Galzowa et Rasiidestwenska, grâce à près de deux mille déterminations électrométriques du pH sanguin, ont démontré l'existence d'une baisse régulière de l'acidité à chaque mue.

Est-ce cette baisse qui détermine la mue, ou ne fait-elle que coïncider avec elle ? Une série de recherches, débutant en 1929 par celles de Buddenbrock, montrent que la mue peut être déclenchée par une substance particulière transportée dans le sang. Buddenbrock, et après lui Bodenstein, injectant à une chenille éloignée de la mue le sang d'un sujet en mue, ont pu provoquer une exuviation précoce. Les greffes ont confirmé ces résultats. Un greffon de patte, ou d'un morceau d'épiderme, suit exactement l'évolution du porte-greffe et mue en même temps que lui.

Wigglesworth a essayé de localiser sur diverses Punaises : *Cimex*, *Triatoma* et *Rhodnius*, les glandes qui sécrètent cette hormone de mue. Il a pu prouver l'intervention de glandes céphaliques qui seraient excitées par le repas. Mais, en dehors de ces organes céphaliques, que Wigglesworth suppose être les corpora allata, l'auteur anglais pense que la mue serait aidée par une sécrétion des oenocytes de l'épiderme et des glandes de Verson. La sécrétion de glandes épidermiques, certaine, interviendrait surtout pour

Source : MNHN, Paris

solubiliser une partie importante de la chitine exuviale, ce qui réduit la perte en cette substance à chaque mue.

Commandée et guidée par la sécrétion des glandes endocrines, la mue serait un phénomène très complexe supposant une activité cyclique de l'organisme.

La croissance linéaire des parties sclérifiées ne se fait qu'au moment des mues ; au contraire, toutes les parties membraneuses peuvent se distendre progressivement au cours de chaque intermue, de telle sorte que les mues ne sont plus marquées par une irrégularité de la courbe de croissance. Dyar, Przibram et Teissier, étudiant la croissance linéaire des parties sclérifiées, et en particulier de la capsule céphalique, ont pu établir que, pour beaucoup d'Insectes, appartenant à des ordres divers, le taux d'accroissement à la mue était, normalement, constant et prenait très souvent l'une des valeurs suivantes : 1,25, 1,50, 2. Le taux de 1,25 est le plus fréquent. Comme cet accroissement linéaire de 1,25 correspond à un accroissement, en volume, de 2, Przibram a supposé que les mues se produisaient chaque fois que le nombre des cellules du corps avait doublé. En réalité Teissier a montré que les taux observés n'étaient pas absolument constants, et que la base théorique manquait à l'hypothèse de Przibram.

Le nombre des mues larvaires est-il fixe dans une espèce donnée ? Deux cas se présentent. Peut-être sont-ils moins nettement distincts en fait qu'ils ne le paraissent, mais, dans l'état actuel des connaissances, ils sont bien typiques.

*a*) Un certain nombre de groupes n'ont que trois exuviations larvaires, donc trois stades larvaires successifs. C'est un cas fréquent chez les Coléoptères, et caractéristique des Scarabéides, Staphylinides, Curculionides, Carabiques ; il s'observe aussi chez les Diptères. On peut, chez ces Insectes, prolonger, et parfois d'une quantité considérable, la durée de la vie larvaire, mais on n'a jamais réussi à supprimer, ni à ajouter une seule mue au cycle normal (1).

*b*) Les autres larves ont plus de trois mues larvaires. Mais, chez elles, le nombre de mues n'est plus constant à l'intérieur de l'espèce. Il peut parfois dépendre du sexe, les femelles ayant une ou plusieurs mues de plus que les mâles. C'est ce qui se produit chez les Lycides et les Lymexylonides à dimorphisme sexuel marqué. Mais on observe le même fait chez les Dermestides, où pourtant les deux sexes sont sensiblement égaux. Pour *Dermestes lardarius* L., Wodsedalek compte quatre mues larvaires chez le mâle et cinq chez la femelle. D'après Henfs, les chiffres sont de six chez le mâle et sept chez la femelle pour l'*Anthrenus fasciatus* Herbst.

Chez beaucoup de Lépidoptères, les femelles ont en général plus de mues que les mâles ; mais le nombre et la différence sexuelle varient selon les races.

1. Sauf cependant chez le Doryphore qui, lorsqu'on l'élève sur Morelle, présente une mue supplémentaire. D'après des recherches en cours de Remaudière, un phénomène identique s'observerait chez *Gastroidea viridula* Deg.

Source : MNHN, Paris

Chez *Lymantria*, Goldschmidt a pu reconnaître les races suivantes :
♂. 4 mues — ♀. 4 mues.
♂. 4 mues — ♀. 4 ou 5 mues.
♂. 4 ou 5 mues — ♀. 5 mues.
♂. 5 mues — ♀. 5 mues.

Chez les *Orgya*, d'après Chapman, les larves à trois mues donnent des mâles, les larves à cinq mues donnent des femelles, les larves à quatre mues, par contre, donnent des adultes des deux sexes.

Chez *Bombyx mori* les faits sont moins réguliers ; il y a normalement le même nombre de mues (4 ou 5) dans les deux sexes, mais les femelles ont plus souvent 5 mues et les mâles plus souvent 4 mues (1).

D'autre part ce nombre de mues dépend des conditions d'élevage et il prend des valeurs d'autant plus élevées que ces conditions sont plus défavorables. Ainsi Teissier, expérimentant avec des larves de *Tenebrio*, a-t-il pu obtenir chez des individus soumis au jeûne une longue série de mues accompagnant une réduction régulière de la taille. L'augmentation du nombre des mues obtenues dans des conditions expérimentales est telle que Herfs a pu faire muer vingt-neuf fois des Anthrènes qui ont sept mues dans leur cycle normal. Et, après toutes ces mues, les larves n'étaient pas encore nymphosées ; peut-être continuaient-elles à muer.

Les agents extérieurs qui ont permis de faire varier le nombre de mues sont très divers : lumière, température, humidité et jeûne jouent un rôle certain. Mais les résultats des différents expérimentateurs sont souvent discordants. Rien ne prouve, il est vrai, que les diverses espèces réagissent identiquement aux mêmes agents physiques ou chimiques, mais quelques faits relevés chez le Ver à soie et chez les *Tenebrio* permettent de supposer aussi l'intervention possible de phénomènes de nature génétique.

Nous ne savons pas si, dans la nature, le nombre de mues larvaires peut, à l'intérieur d'une espèce, présenter des variations comparables à celles que l'on observe au laboratoire. Mais on y rencontre parfois des larves anormales, affectées de ce que l'on a nommé la protéthélie ou la métathélie. Ces larves ont des ébauches anormalement développées d'organes imaginaux ; le plus souvent il s'agit de fourreaux alaires et élytraux dévaginés. On a observé de ces larves chez les Diptères, les Lépidoptères, et surtout chez les Coléoptères : Clavicornes, Ténébrionides, Élatérides, Cantharides, Dermestides. Au laboratoire on a pu en obtenir par l'action de conditions d'élevage défavorables : dans des milieux trop secs, trop chauds, trop riches en gaz carbonique, trop confinés. Arundsen Heim a montré que les facteurs génétiques intervenaient aussi, certaines lignées étant plus sensibles que d'autres.

Cette anomalie a toujours été relevée dans des groupes ayant plus de trois exuviations larvaires, de sorte qu'on est tenté de la rapprocher de la variabilité du nombre de mues larvaires.

1. J. P. Bounhiol, Relations entre le sexe et le nombre des mues chez *Bombyx mori*. *C. R. Soc. Biol.*, CXXXVI, 1942, p. 700-701.

Source : MNHN, Paris

Normalement le rejet de l'ancienne exuvie se fait par éclatement de celle-ci le long de la suture médiodorsale du thorax et des premiers segments abdominaux, et le long de la suture épicraniale et des sutures frontales. Mais ce type présente de nombreuses variantes. Malheureusement il paraît n'avoir jamais fait l'objet d'études précises. ROSENBERG, qui a rassemblé les cas cités chez des Malacodermes, les répartit comme suit :

seulement une fente transverse entre les segments IV et V : *Drilus* ;

une fente transverse entre la tête et le pronotum et une fente sur les côtés du thorax et de trois ou quatre segments abdominaux : *Lycostomus* ;

une fente longitudinale médiane n'atteignant pas la tête : *Cantharis*.

D'après des observations personnelles, les Élatérides, ou du moins certains d'entre eux, mueraient comme les *Lycostomus*.

La question vaudrait une analyse détaillée.

Enfin, chez *Perla marginata* Panz., et chez certains Malacodermes, il y aurait des mues partielles, limitées au pronotum, chez les larvules.

## Le polymorphisme larvaire et le déterminisme trophique des castes.

D'une façon générale, on ne peut reconnaître le sexe des larves, au moins dans les stades jeunes. La chose ne devient possible, dans les stades plus âgés, que lorsque les deux sexes sont de taille nettement différente. Chez les Coléoptères on en observe de bons exemples chez l'*Hylecoetus dermestoides* L., et surtout chez les Malacodermes à mâles pygmées, comme les *Dalitticola* déjà cités. Pour ces Insectes, le sexe étant déterminé à la fécondation, l'évolution larvaire ultérieure est rigoureusement fixée ; le didynamisme larvaire, visible ou en puissance, est donc constant.

Il n'en va plus du tout de même chez les Abeilles. Chez elles, en effet, c'est le type d'alimentation qui détermine l'évolution d'une larve en reine ou en ouvrière. Initialement semblables, les jeunes larves auront une croissance différente selon leur destinée, et celle-ci peut changer au cours des premières périodes de l'élevage. Le polymorphisme larvaire, d'origine trophique, est donc variable. Il est très probable que, chez les Fourmis, les choses se passent de la même manière ; en particulier ce seraient des conditions alimentaires qui détermineraient l'orientation d'une larve neutre en ouvrière de petite taille ou en énorme soldat. Ces conditions, changeant ainsi la taille du produit final, doivent agir sur le nombre des mues.

On a aussi invoqué, pour expliquer le déterminisme extrinsèque des castes, l'action d'une hormone qui, sécrétée par les soldats, modifierait l'évolution de larves non différenciées (1).

1. R. E. GREGG, The origin of castes in Ants, with special reference to *Pheidole Morrisi* Forel. *Ecology*, XXIII, 1942, p. 295-308.



Source : MNHN, Paris

**Le déterminisme physiologique de la métamorphose.**

La théorie de la métamorphose asphyxique, proposée par Bataillon, première des théories physiologiques de ce phénomène, supposait que celle-ci était due à une excessive accumulation de gaz carbonique. Les dosages de Mme Drilhon (1) sur *Telea polyphemus* Cr. ont montré que la teneur en gaz carbonique total croissait, en volume, de 5,9 % à 28 % de la fin de la croissance larvaire jusqu'au moment où la prépupe est enfermée dans son cocon depuis quarante-huit heures.

Mais, malgré cette confirmation, la théorie asphyxique a cédé la place à une théorie hormonale, inaugurée par Kopec (2) et dont le bien-fondé a été démontré expérimentalement par Wigglesworth (3) et par J.-P. Bounhiol (4).

Kopec a procédé par ligatures et ablations du système nerveux central. Prenant des chenilles du dernier âge, il place des ligatures transversales. Les résultats varient avec le moment de l'opération. Coupée en deux par une ligature posée au septième jour du dernier stade, une chenille fournit une hémichrysalide antérieure ; la partie postérieure survit, sans changements, pendant plusieurs semaines.

Décérébrant des larves assez loin de la pupaison, il parvient à les empêcher de se transformer. La même opération exécutée plus près de la période critique est, au contraire, sans effet.

Rapprochant les résultats de ces deux séries d'expériences, Kopec conclut à une régulation hormonale de la métamorphose, avec intervention du cerveau.

Après lui, de nombreux auteurs ont refait sur diverses Chenilles des expériences analogues.

J.-P. Bounhiol, avec toute l'habileté d'un remarquable chirurgien, a pu pousser l'analyse plus loin, au cours d'expériences qui ont comporté la ligature de plusieurs centaines de chenilles de *Galleria*. Eliminant ainsi l'action de nombreux facteurs perturbateurs : état de vacuité du tube digestif, métabolisme, abondance des réserves, il a confirmé les résultats de Kopec.

Opérant sur des larves de Diptères, *Calliphora erythrocephala* Meig., Fraenkel a retrouvé chez elles un stade critique. Posées avant ce stade, les ligatures transversales permettent la formation d'une demi-pupe antérieure, mais pas d'une demi-pupe postérieure.

Posées plus tardivement, elles n'empêchent pas la formation de deux demi-pupes.

1. Drilhon, *C. R. Soc. Biol.*, CXVIII, 1935, p. 131.
2. S. Kopec, Studies on the necessity of the brain for the inception of Insect metamorphosis. *Biol. Bull.*, XLII, 1922, p. 325-342.
3. V. B. Wigglesworth, The principles of Insect physiology. Londres, 1939.
4. J.-P. Bounhiol, Recherches expérimentales sur le déterminisme de la métamorphose chez les Lépidoptères. *Bull. biol. Fr. Belg.*, suppl. XXIV, 1938, 200 p., fig., 2 pl.

Source : MNHN, Paris

Si on injecte à la moitié larvaire postérieure du premier cas, inchangée, du sang de pupe, on obtient sa transformation.

Ces expériences préparent, en quelque sorte, celles de WIGGLESWORTH. Cet auteur a réalisé des parabioses avec de jeunes stades de l'Hémiptère *Rhodnius prolixus*. Il décapite deux individus et les réunit par un tube capillaire fixé à la cire dans leur cou ; de légères pressions sur l'abdomen provoquent un mélange des deux sangs, et selon l'individu pressé, on peut contrôler la direction du mélange. Dans ces conditions, si on communique le sang d'une nymphe au quatrième stade à une nymphe au dernier stade normal, qui est le cinquième, il inhibe la métamorphose et provoque l'apparition d'un sixième stade nymphal, en surnombre. Inversement, si on fait passer le sang d'une nymphe adulte à une nymphe au premier stade, celle-ci se transforme en un minuscule adulte précoce. Ainsi la métamorphose semble-t-elle, chez les Paurométaboles, inhibée par une hormone circulant dans le

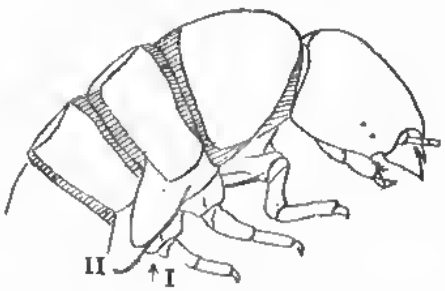



FIG. 18. — Larve protététique de *Tenebrio molitor* L. : en I et II ébauches des ptérothèques (d'après PAULIAN).

sang et déclenchée par une autre hormone. Quel est l'organe sécréteur ? WIGGLESWORTH penche pour les corpora allata, corps annexes du système nerveux central.

Grâce à une technique chirurgicale très fine, BOUNHIOL a abouti à des allataeorporectomies, sous anesthésie, de larves minuscules. Pratiquée sur des chenilles très jeunes, l'opération provoque une métamorphose prématurée. Parmi les chrysalides ainsi obtenues, certaines ne pesaient que 0,025 gr., alors que leur poids normal est de 1,25 gr. A partir de la quatrième mue, au contraire, l'allatacorporectomie est sans effet. Sur les *Rhodnius*, WIGGLESWORTH avait obtenu deux stades nymphaux supplémentaires en fixant des corpora allata jeunes à des nymphes adultes. Sur le Ver à soie, la greffe n'a provoqué qu'une prolongation du dernier stade larvaire, sans mue supplémentaire.

Les recherches de PIÉPHO ont montré que l'hormone de pupaison n'était pas spécifique, mais était efficace dans des espèces variées, au moins à l'intérieur de l'ordre des Lépidoptères.

Enfin de récentes expériences de JOLY ont mis en évidence une action des corpora allata sur le cycle reproducteur des adultes, chez le Dytique.

Source : MNHN, Paris

Ainsi la sécrétion de ces glandes rappelle tout à fait celle des glandes endocrines des Vertébrés ; son action est complexe, parfois antagoniste et non spécifique.

Le rôle vraisemblable des corpora allata ne relève pas seulement d'expériences d'amputations ou de greffes, il découle aussi d'observations histologiques. Vogt a pu montrer en effet que chez les *Calliphora* et les Drosophiles la partie centrale des corpora allata est active de façon précoce, et qu'elle diffère de façon sensible (cellules plus petites et acidophiles) de la partie externe ; vers la fin du développement, et sans que la partie centrale présente de croissance sensible, la partie externe s'accroît brusquement ; et, dans les premiers jours de la métamorphose, ces cellules sont fortement vacuolisées, ce qui semble dénoter une vive activité sécrétoire (1).

Les facteurs externes, cependant, concourent aussi au déclenchement de la métamorphose. Pour certains d'entre eux, comme par exemple la température, on peut supposer qu'ils n'agissent qu'indirectement, par l'intermédiaire des actions hormonales.

Mais tous les éleveurs de papillons savent qu'il est d'autres moyens de provoquer une métamorphose précoce. Un des plus classiques, qui aboutit à la formation d'imagos parfois de moitié plus petits que la normale, est l'inanition. L'arrêt d'alimentation d'une chenille provoque en effet très souvent sa pupaison prématurée.

### Modifications physiologiques et métamorphose.

Le mécanisme hormonal de la métamorphose, s'il permet d'expliquer et de contrôler celle-ci, ne suffit pas à la constituer. Un organisme, siège de modifications aussi importantes que le sont les transformations histolytiques et histogenétiques, doit présenter d'importants remaniements biochimiques.

Quels sont-ils ? On a signalé une valeur élevée du *pH* durant la nymphose, en même temps qu'une baisse régulière de la teneur du sang en protides. Pendant l'histogenèse, la teneur en acides aminés du sang décroît au cours du filage du coton (chez *Bombyx mori* L.) pour remonter ensuite et demeurer constante à travers toute la vie nymphale. Les variations de l'acide urique sont très faibles, avec cependant un minimum à la fin du filage. Le sucre sanguin, au contraire, croît fortement au début de la nymphose, pour décroître brusquement, puis croître à nouveau vers la fin de la nymphose.

Dans l'ensemble, malgré le travail de Mme Courtois-Drilhon, nous sommes en présence d'un ensemble de faits un peu décousus. Tout au plus peut-on conclure qu'une partie importante des tissus de la larve est, au début de la nymphose, réduite jusqu'au niveau des acides aminés, puis ensuite rapidement ramenée au niveau des protides. L'énergie nécessaire à ces trans-

1. M. Vogt, Zur Kenntnis des larvalen und pupalen Corpus allatum von *Calliphora*. *Biol. Zentralbl.*, LXIII, 1943, p. 56-71, 23 fig. — Cf. aussi *Biol. Zentralbl.*, LXI, 1940, p. 479-484 et LXIII, 1943, p. 395-446, fig.

Source : MNHN, Paris

formations est fournie par la combustion de lipides, de glucides et de substances insaponifiables. Le catalyseur est fourni par diverses diastases.

Tout cet ensemble d'opérations se produit dans un milieu dont l'acidité varie lentement et qui présente de notables variations du potentiel d'oxydoréduction. Le *pH* convenable aux phénomènes de lyse est en effet bien différent de celui qui convient aux phénomènes de synthèse (1).

**L'opposition histologique entre larves et imagos.**

Les recherches de PÉREZ et de ses élèves, en particulier de POYARKOF, ont permis de généraliser la notion d'une opposition tissulaire entre larves et adultes. Chez une larve adulte, les cellules sont de grande taille, fort peu

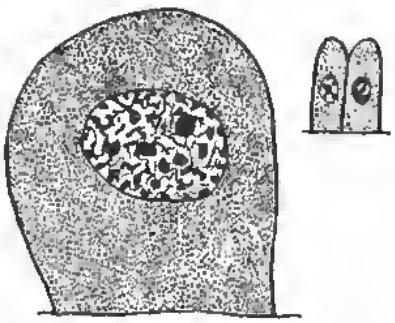


FIG. 19. — Taille comparée des cellules larvaires (à gauche) et adultes (à droite) de l'intestin de la Fourmi (d'après C. PÉREZ).

nombreuses ; l'étude d'organes comme le tube digestif a montré que le nombre de ces cellules était fixe, ne changeant pas au cours de toute la croissance larvaire ; les dimensions de ces cellules, non leur nombre, croissant pendant l'ontogenèse. A ces cellules larvaires géantes s'opposent les cellules imaginales de très petite taille. Ces cellules dérivent de petits amas de cellules, les disques imaginaux, qui se sont isolés de façon très précoce chez la larve, alors que toutes les cellules du corps étaient de très petite taille, et qui n'ont présenté aucune croissance par la suite. Peu avant la métamorphose, ces éléments, en somme juvéniles, redeviennent actifs et subissent en série des divisions rapprochées ; leur nombre croît alors, sinon leurs dimensions individuelles. Les masses qu'elles constituent se développent peu à peu et c'est sur leur modèle que se forment les nouvelles cellules provenant des anciennes masses de tissus larvaires en hystolyse. A la fin de la métamorphose, le corps de l'imago est constitué par un très grand nombre de cellules de petite taille.

1. P. REISS et J. ACHARD, Les variations du potentiel d'oxydation-réduction du milieu intérieur du Ver à soie sont-elles en rapport avec les phénomènes d'histolyse et d'histogenèse ? *C.R. Soc. Phys. Biol. de France*, XVII, 1943, p. 190-191.

Source : MNHN, Paris

Ainsi se maintient une opposition très nette entre les dimensions des cellules larvaires et celles des cellules imaginales.

Cette opposition a une réelle importance théorique. Frappé par la régularité de l'accroissement réalisé, à chaque mue de croissance, par les larves d'Insectes, accroissement tel que le volume corporel se trouve, chez nombre d'espèces, doublé à la mue, Przibram en avait déduit, un peu vite, que la mue correspondait simplement à une division de toutes les cellules du corps, suivie d'une prompte croissance, ramenant les cellules-filles à la taille de la cellule-mère. C'était là une ingénieuse explication du caractère cyclique régulier des mues. Mais s'il ne se produit pas de multiplication cellulaire pendant la croissance larvaire, chez les Insectes holométaboles, les seuls étudiés par Pérez et ses collaborateurs, on voit que l'hypothèse de Przibram, même si elle peut s'appliquer aux Paumétaboles, n'est pas telle qu'elle nous fournisse une théorie générale de la mue. Il faut chercher ailleurs. C'est du reste aussi la conclusion à laquelle aboutissent actuellement les expériences de jeûne de Teissier, qui obtient des mues avec réduction progressive de taille.

Source : MNHN, Paris

# III. — LA PLACE DES LARVES DANS LE MONDE

On sait que beaucoup d'auteurs, impressionnés par la fécondité, l'ubiquité et la voracité des Insectes, y voient des adversaires très dangereux pour l'homme ; ce seraient même les seuls opposants naturels qu'il ait réellement à craindre. A considérer l'histoire géologique du groupe et sa systématique, on aurait plutôt l'impression d'être en présence d'un ensemble de groupes surtout en régression, dont la splendeur se situerait mieux aux temps carbonifères, avec de gigantesques Libellules de 65 cm. d'envergure : *Meganeura Monyi* Brogn., que de nos jours. Toutefois, partout où l'homme se rend, de la toundra polaire à l'équateur, le fond de faune, et, par lui, l'aspect végétal même du paysage, est composé par les Insectes ; ceux-ci dominent donc bien le monde actuel. Pourtant cette observation ne s'applique, au premier abord, qu'aux adultes. Ce sont les maringouins, et non leurs larves, qui harcèlent hommes et bêtes de la baie d'Hudson jusqu'à Verkhoïansk, les Glossines, et non leurs larves — les pauvres ont la vie bien courte — qui pourchassent l'entomologiste dans le mangrove gabonais ; les Hannetons se voient bien plus que les turcs, et pour presque tous les Insectes il en va de même. Il y a bien quelques exceptions : on voit plus les Chenilles du Chou que les blancs Papillons qui en naissent, et les vers militaires sont devenus classiques. On pourrait cependant croire que les larves, à vie plus cachée, ont, moins que les adultes, envahi l'univers. Et ce serait d'autant plus plausible que l'on considère souvent ces larves comme un rappel du stade primitif ; s'il en est ainsi, elles devraient être bien moins diversifiées que les adultes. Mais l'apparence est trompeuse.

La terre entière, ses eaux douces, salées, sursalées, thermales, la mer, les cavités souterraines, la plus haute cime des arbres, les plantes les plus toxiques sont fréquentées par des larves. Et celles-ci ne se limitent pas au monde organique ou aux végétaux ; les animaux mêmes servent de logis, de véhicule ou de nourriture à de très nombreuses larves.

Cette diffusion extraordinairement vaste ne va pas sans réserver parfois des surprises ; des habitats invraisemblables peuvent avoir leurs occupants. Aussi trouve-t-on des larves, liées aux milieux particuliers, dotées de structures aberrantes, surprenantes, dont l'étude sera très intéressante.

Avant d'examiner quelques-uns de ces milieux, étude qui doit précéder celle des grands milieux habituels, il faut préciser quelques points théoriques.

On a souvent tendance à considérer les formes hautement spécialisées

Source : MNHN, Paris

comme plus parfaites, mieux outillées que les autres pour la lutte pour la vie. Rabaud a souvent critiqué cette manière de voir et a puissamment contribué à éviter chez nous les excès un peu puérils des « adaptateurs » anglo-saxons ou germaniques. Certes, comme il l'enseigne, l'adaptation physiologique est bien plus importante que l'adaptation morphologique et doit être considérée comme primordiale. Mais cette notion banale appelle une autre critique, critique due à mon maître le Dr Jeannel. Il fait remarquer qu'une espèce jeune, et par suite en voie d'expansion, est toujours peu différenciée morphologiquement. Pour conserver sa force d'expansion, il faut que cette espèce résiste aux changements de milieu en s'en isolant, en développant des *séclusions*. Si, comme c'est le cas fréquent, elle répond à un changement de milieu par un changement morphologique orienté dans le sens d'une acceptation de ce milieu, en développant des *adaptations*, elle se sera cantonnée de ce fait à un milieu étroit. Et plus son évolution adaptative progressera, plus l'espèce sera limitée dans ses possibilités d'expansion, plus elle perdra en somme de sa vitalité. Pour prendre un exemple, nous pouvons dire que l'enduit gras qui recouvre les plumes des Oiseaux aquatiques est une séclusion ; précieux moyen d'isolement qui ne réduit en rien leur aptitude à vivre ailleurs ; mais la palmure des pattes d'un Canard est une adaptation qui limite considérablement sa zone d'habitat, car on ne voit pas bien un Oiseau à pattes palmées courant le désert ou les hautes montagnes.

La séparation entre séclusion et adaptation a donc une importance capitale pour l'histoire ultérieure des animaux considérés. Malheureusement il est, par définition, très difficile de reconnaître les séclusions, de sorte que, dans tout ce qui va suivre, ce seront surtout des adaptations que nous aurons à décrire.

Il est pourtant une séclusion évidente, et de très haute importance, présentée par les larves. On sait, en effet, que beaucoup de larves de Diptères, Culicides et Chironomides peuvent avoir une évolution de durée très variable : extrêmement brève par temps chaud, susceptible d'être très longue par temps froid ou par sécheresse excessive. Cette faculté leur permet d'habiter des stations très éphémères, comme les petites nappes d'eau qui s'accumulent dans les terriers des Crabes littoraux ou terrestres sur la côte d'Afrique tropicale. Chez les Culicides arboricoles, la vie larvaire peut ne durer que de 6 à 9 jours, mais il existe des diapauses énormes. Chez les *Theobaldia* l'assèchement du milieu peut provoquer la suppression du stade IV et le déclenchement de deux mues successives très accélérées.

De même ces Insectes ont colonisé des milieux très instables, comme les petites poches d'eau à l'aisselle des feuilles ; quoique aquatiques, ils se sont établis de la sorte dans des milieux totalement privés de nappes d'eau de quelque importance, et ils se sont étendus jusque très près des pôles comme dans la grande sylve équatoriale. Nous en avons même observé vivant fort bien dans les petites poches d'eau qui se formaient, à la suite de l'arrosage quo-

Source : MNHN, Paris

tidien du pont du « Brazza », le long des bastingages, pendant les trajets que faisait ce navire de Bordeaux à Pointe-Noire. Plusieurs générations se succédaient au cours de chaque voyage.

C'est sans doute en rapport avec cette séclusion que les Insectes cosmopolites, tous plus ou moins anthropophiles, sont de petite taille, c'est-à-dire à développement rapide.

Les milieux chimiques les plus étranges peuvent être peuplés de certains Insectes. Les larves d'un Éphydride s'accommodent des mares de pétrole, autour des derricks, en Californie ; d'autres larves de Diptères ont été conservées vivantes, fort longtemps, dans l'excellent fixateur biologique qu'est le formol. Des larves d'*Haemonia* ont, de même, survécu quatre mois dans une solution formolée étendue (1). Dans les deux cas, ces larves bénéficient de l'imperméabilité de leurs téguments, imperméabilité qui paraît toujours notable chez les larves de Diptères. Du reste, les larves de *Psilopa petrolii* Coq. sont tuées par les parties volatiles du pétrole et ne s'en nourrissent pas, contrairement à ce qui avait été affirmé (2). C'est en somme encore une séclusion.

Mais nous le répétons, en dehors de ces cas on ne peut guère parler que d'adaptations.

Les conditions apparemment tout à fait défavorables de l'existence des Insectes peuvent être en rapport avec les caractères physiques ou chimiques de leur environnement, ou avec leur régime alimentaire. Parmi les premiers, il faut citer d'abord des milieux organiques. On sait que beaucoup de larves sont parasites, mais ces parasites peuvent se loger en de bien étranges endroits. N'a-t-on pas trouvé des larves de Diptères dans le canal rachidien d'un Cheval (3) ? d'autres dans le globe oculaire des Hommes ? des chenilles de Lépidoptères sur le globe oculaire des animaux ?

Les larves rejetées par l'urèthre des hommes, celles qui peuplent l'estomac des Ruminants, ont des localisations tout aussi ahurissantes. Et n'a-t-on pas observé des larves dans les grottes, profondément enfoncées en terre ; un Névroptère au cou invraisemblablement allongé (fig. 48) habite les galeries poussiéreuses des pyramides d'Égypte ; les caves abritent les larves de *Blaps* ; les fosses d'aisance ont une riche faune d'asticots d'espèces variées, bien étudiés il y a quelques années par P. Lesne. Parmi les larves parasites, un groupe entier se nourrit des œufs d'autres Insectes ; c'est assez dire combien leur taille doit être faible ; d'autres se font transporter jusque sur une proie convenable par des Insectes adultes.

Tout aussi étonnantes que les localisations biologiques des larves sont leurs localisations alimentaires.

Toute nourriture est exploitée par l'une ou l'autre des espèces d'Insectes.

1. W. Horn, *Deuts. ent. Zeits.*, 1908, p. 284.
2. W. H. Thorpe, The biology of the Petroleum Fly (*Psilopa petrolii* Coq.). *Trans. ent. Soc. London*, LXXVIII, 1930, p. 331-343, 2 pl.
3. Sirodet, *Le Naturaliste*, II, 1880, p. 243.

Source : MNHN, Paris

Mais certains se spécialisent à des aliments qui pourraient, *a priori*, sembler bien insuffisants. Que dire, en effet, des larves de Dermestides, de Ptinides, de maints Microlépidoptères, qui consomment la plume, la soie, la corne, la chitine des Insectes, la cire. Dans l'immense majorité des cas, il semble bien qu'il y ait réellement utilisation des produits ingérés ; ce n'est que lorsqu'il s'agit de formes xylophages que l'on peut supposer que la nutrition n'utilise qu'une infime partie des substances ingérées, laissant inutilisée la masse cellulosique.

D'autres larves se nourrissent, au moins momentanément, de substances encore moins favorables (1).

Toutes les épices, les condiments que l'homme a su inventer, sont exploités par des larves. Certaines ne craignent pas de s'établir dans les boules de naphtaline qui défendent les collections d'Insectes. Mais le record paraît détenu par les larves du *Dinoderus bifoveolatus* Woll. et de *Tribolium*. Les premières ont été observées dans des racines de Cubé, les secondes dans de la poudre de Cubé ou de pyrèthre. Or ces produits sont rangés parmi les Insecticides les plus efficaces. L'observation montre que, dans le produit pur, les larves présentent une croissance appréciable ; elles peuvent donc se nourrir à partir de ces substances. Mais le problème physiologique posé par leur impunité se complique du fait que si on place ces mêmes larves dans de la poudre diluée au 1/10 dans de la farine, ou tout autre produit inerte, elles meurent comme n'importe quel autre Insecte exposé au pyrèthre.

Parmi les régimes invraisemblables, nous pouvons citer celui des Chenilles de *Tineola biselliella* Humm. (2), qui, d'après Sorhagen, pourraient se développer complètement dans du sel. Le bon Hering, en citant ce fait, ajoute que le sel en question devait être vraisemblablement impur : « wahrscheinlich verunreinigtem Salz ». On s'en serait douté... mais le régime ne paraît pas plus séduisant pour cela.

Il faut noter, cependant, qu'il n'y a qu'un petit nombre de formes capables de supporter des régimes aussi extravagants. Ces espèces appartiennent à un nombre de groupes encore plus faible, et ces groupes sont typiquement associés aux hommes. Seules quelques espèces anthropophiles tolèrent une alimentation aussi défavorable ; et ces espèces se retrouvent dans toutes sortes de milieux n'ayant en commun que leur bizarrerie. Ce sont des types préadaptés en somme la vie cosmopolite.

1. P. Lepesme, Les Coléoptères des denrées. Paris, *Lechevalier*, 1944, 333 p., 233 fig., 12 pl.
2. L. Sorhagen, Die Kleinschmetterlinge der Mark Brandenburg, Berlin, 1886.

Source : MNHN, Paris

# IV. — LES LARVES MANGEUSES DE VÉGÉTAUX OU DE DÉBRIS ORGANIQUES

Beaucoup de larves de tous les ordres se nourrissent de débris organiques (on les dit « saprophages ») ou de végétaux vivants. Les premières, en dehors de pièces buccales en général charnues et de courtes mandibules en pyramide, ne montrent rien de particulier. Les autres sont d'étude plus intéressante. On peut y reconnaître :

*a*) Des *mycétophages*, mangeuses de Champignons. Les plus nombreuses se bornent à se nourrir de Champignons : les unes, des Diptères, les liquéfiant au moyen d'une salive rejetée par la bouche ; d'autres, Lépido-

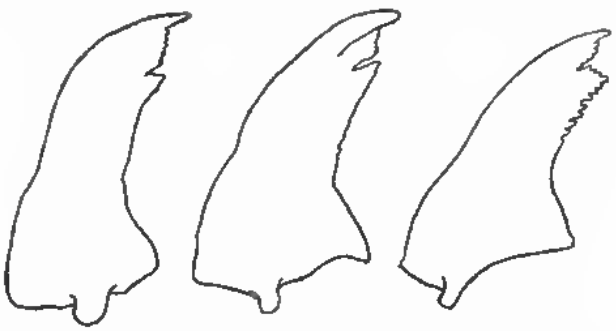


FIG. 20. — Mandibules d'*Ablattaria* carnivore (à gauche), de *Silpha* omnivore (au centre) et de *Blitophaga* phytophage (à droite).

ptères, creusant des galeries dans les tissus du Champignon et les tapissant de soie.

Mais un certain nombre de formes utilisent de véritables cultures de Champignons particuliers.

Parmi les éleveurs de Champignons on a généralement rangé les larves d'*Hylecoetus*, depuis les recherches de STROHMEYER, NEGER et GERMER. En réalité on n'a jamais pu prouver le transport de spores par les œufs, par les parents ou par les larves. Mais celles-ci consomment les Champignons qui tapissent les parois de leur galerie, qu'elles maintiennent relativement propres en déblayant les débris sur leur extraordinaire lobe caudal. Leur culture est formée presque exclusivement d'une seule espèce : *Endomyces hylecoeti* Neger (1).

1. F. GERMER, Untersuchungen über den Bau und die Lebensweise der *Lymexyloniden*, speziell des *Hylecoetus dermestoides*. *Zeits. wiss. Zool.*, CI, 1912, p. 683-735, 2 pl.

Source : MNHN, Paris

On y range aussi les larves de Platypides et de Scolytides, les « ambrosia-beetles », qui lèchent les parois de leurs galeries, où se développent des cultures de Champignons ensemencées par leurs parents. Ces cultures sont, au reste, constamment entretenues par les parents dont la présence est nécessaire au bon développement des larves. En leur absence, celles-ci ne tardent pas à périr étouffées par l'exubérante croissance des Champignons.

*b*) Des *phytophages* proprement dites, consommant les végétaux vasculaires. Les phytophages s'attaquent à tous les Phanérogames, mais les Cryptogames vasculaires sont moins souvent atteints. On ne connaît pas ou presque pas de formes vivant aux dépens des Mousses ou des Hépatiques. Les Fougères, du moins celles de nos pays, ne sont guère plus recherchées ; à peine si l'on peut signaler quelques Diptères et Charançons et la curieuse larve du Tenthrède *Blasticoloma filiceti* Kl., qui vit dans les tiges et produit une « bave » analogue à celle des Aphrophores. Lorsque, dans un groupe donné, on connaît des larves à régime omnivore ou carnivore et des larves à régime phytophage, les dernières montrent un certain nombre de modifications morphologiques qui leur sont communes. Ainsi les larves des *Aclypea* et *Blitophaga* et des *Oxyporus*, phytophages, diffèrent des larves des autres Silphides et Staphylinides, carnivores, par les fines denticulations de leurs mandibules (fig. 20). De même Silfvenius a établi le parallélisme entre la présence de deux peignes mandibulaires chez les larves de Trichoptères et leur régime phytophage ; les larves saprophages n'ont qu'un peigne et les larves carnivores n'en ont aucun. Un peigne du même type s'observe chez les larves de *Scaphidium*.

Les phytophages elles-mêmes se rangent en deux grands groupes, selon qu'ils vivent à la surface des végétaux, en *ectophytes*, ou à l'intérieur des végétaux, en *endophytes*. La séparation entre les deux groupes n'est pas rigoureuse. Une même espèce peut être endophyte au premier stade et ectophyte par la suite. D'autre part des larves de Charançons, de Lépidoptères, etc... vivent parfois entre deux ou plusieurs feuilles accolées ensemble par une sécrétion soyeuse ; il en est aussi qui s'installent dans les bourgeons foliaires dont elles arrêtent le développement, mais sans s'enfoncer à l'intérieur des tissus végétaux.

Quoi qu'il en soit, on peut conserver, d'un point de vue très général, les deux groupes proposés plus haut.

Les larves ectophytes se divisent en souterraines et aériennes.

Les larves endophytes comprennent des formes simplement endophytes, mineuses, xylophages, frugivores, et des formes n'utilisant que des organismes végétaux déjà attaqués par d'autres organismes, ou des régions du végétal transformées par leur attaque : des gallicoles.

Les limites entre les différentes catégories biologiques de phytophages sont souvent très difficiles à établir, car une même larve peut avoir successivement plusieurs régimes ; tel le cas de la chenille de *Lampronia capitella*

Source : MNHN, Paris

Clerck qui vit d'abord dans une baie de Groseillier, hiverne dans un fourreau soyeux sous l'écorce et au printemps ronge l'intérieur des bourgeons (1).

**Larves souterraines.**

Elles appartiennent surtout aux deux ordres des Coléoptères et des Lépidoptères. Parmi les premiers il faut noter surtout des Chrysomélides (Altises), Charançons, Élatérides (*Agrioles*), Buprestides (*Julodis*), Scarabéides, Carabiques (*Zabrus*) ; parmi les seconds, les plus connues sont les chenilles de Noctuides (*Agrotis*, etc.) qui servent de proie aux Ammophiles. Ces larves souterraines ne montrent guère d'activités particulières ; tout au plus peut-on signaler les migrations qu'elles effectuent : migrations horizontales des larves d'*Apalophysis* en hiver ; migrations verticales oscillantes des vers blancs de Hannetons au cours des années que dure leur développement. Au point de vue morphologique, elles ont en général l'aspect de chenilles, d'où leur nom d'éruciformes, avec des appendices assez réduits. Leur nymphose a lieu en terre, dans une loge ou une coque de nymphose.

**Larves aériennes.**

Parmi elles figurent des larves d'Hyménoptères (Tenthrèdes), de Lépidoptères et de Coléoptères. Plus encore que les larves souterraines, elles ont en général l'aspect de chenilles. La ressemblance va si loin que l'on retrouve de fausses pattes abdominales caractéristiques des chenilles, chez les larves de Tenthrèdes, chez celles des *Cionus* et chez celles des Panorpes. Toutes les larves aériennes ne vivent pas à découvert ; les fleurs fournissent un abri aux larves de très nombreux Coléoptères (*Meligethes*, *Pria*) et Diptères. Leur cycle est transformé par la rapidité d'évolution de leur milieu. La plupart de ces larves ne peuvent pas passer d'une fleur à l'autre ; il faut donc que leurs transformations s'achèvent avec la fanaison de la fleur. Nombre d'espèces ne disposent que de quelques semaines, voire quelques jours, pour effectuer toute leur croissance. C'est dire les difficultés que ces espèces rencontreront si elles voient disparaître leur plante nourricière ; elles ne pourront survivre que sur une essence dont les dates de floraison coïncident avec celles de la plante-hôte normale ; restriction qui limite étroitement leur pouvoir d'extension.

Les larves aériennes qui vivent à découvert ont en commun, en général, une coloration vive et des glandes à sécrétions aromatiques ou toxiques.

Dans certains cas, en particulier chez les *Cionus*, leur corps est recouvert d'un enduit gluant spécial, assurant une bonne adhésion sur les feuilles et peut-être une protection contre l'action directe des rayons du soleil. On a montré que, dans une espèce qui passe le début de sa vie à l'intérieur du bouton floral, et la fin de sa vie dans la fleur ouverte, la sécrétion caracté-

1. Tullgren, *Upps. prakt. Ent.*, XXI, 1911, p. 78-83.

Source : MNHN, Paris

ristique du groupe ne s'établissait qu'au moment de l'ouverture de la fleur (1).

Les Tenthrèdes ont parfois une sécrétion semblable (*Caliroa limacina* Ratz.) ou un revêtement cireux (*Eriocampa ovata* L., etc.).

Les larves aériennes disposent aussi, dans nombre de cas, d'appareils de fixation à leurs supports mouvants. Les Chenilles, avec leur sécrétion soyeuse, fixent souvent un fil à la feuille qui les porte. Les larves de Ciones sont recouvertes d'un enduit gluant qui adhère aux végétaux ; les fausses pattes abdominales, avec leur couronne de petits crochets, rendent le même service.

Quelques-unes des larves aériennes se transforment sur place, dans un cocon, une coque, ou simplement attachées aux feuilles par un fil de soie ou, comme chez les Chrysomélides, par la dernière exuvie larvaire qui recouvre l'abdomen. Mais le plus grand nombre se transforme à terre, soit sous les feuilles au pied des arbres, soit en terre. La descente se fait parfois le long de la surface des plantes ; certaines larves d'*Olibrus* deviennent mineuses et perforent la tige des plantes de haut en bas ; enfin il est des Chenilles qui se laissent descendre à terre au long d'un fil.

Beaucoup de larves aériennes rongent indifféremment tous les tissus de leur plante nourricière. Mais il en est aussi, parmi les Chrysomélides, les Papillons et les Tenthrèdes comme les *Caliroa*, qui ne rongent que le parenchyme, laissant intactes les nervures, même les plus fines ; l'attaque peut même se localiser à la face inférieure ou à la face supérieure des feuilles, respectant l'épiderme de l'autre face.

### Larves simplement endophytes.

C'est le cas de plusieurs Chenilles, des larves de quelques Diptères, d'Hyménoptères Cynipides et de nombreux Coléoptères : Cérambycides, Curculionides, Scarabéides. Certaines font preuve d'industries particulières, comme beaucoup de Buprestides ou de Cérambycides, dont les galeries creusées en plein bois ont une forme et une topographie caractéristique des diverses espèces. Il en est qui recherchent une plante spéciale. D'autres sont attirées par un type plus général ; ainsi les stipes des Palmiers fournissent à divers Calandrides un habitat de choix, mais dont les caractéristiques se retrouvent chez les Musacées et certaines Graminées. Généralement les larves endophytes sont peu mobiles, charnues, à pattes réduites ou nulles ; elles ne recherchent pas par elles-mêmes leur milieu nourricier, mais y sont placées par la ponte de leurs parents. Pour qu'elles réussissent à se développer, leur milieu n'est pas quelconque, mais souvent choisi avec le plus grand soin, en fonction de ses caractéristiques chimiques : teneur en sucres solubles, en amidon, en protéines, etc.

Quelques larves endophytes, et singulièrement les larves phytophages de Lymexylonides comme les larves prédatrices d'Ozaenides, portent à

1. J. L. Lichtenstein, L'éthologie de *Stereonychus gibbifrons* Kiesw. (Col. Curcul.). *Bull. Soc. ent. France*, 1918, p. 94.

Source : MNHN, Paris

l'apex de l'abdomen un disque, formé par coaptation des derniers segments, fonctionnant comme dispositif d'occlusion et de rejet des déblais.

Parfois, au contraire, les larves endophytes ont, après leur éclosion, une brève période de vie libre pendant laquelle elles quittent l'endroit où l'œuf avait été déposé et vont à quelque distance s'enfoncer dans les tissus. C'est ce que font de nombreuses Tenthrèdes comme *Monophadnus elongatus* Kl.

Le cas extrême est celui des larves de *Dolerus palustris* Kl., qui, de jour, demeurent cachées dans les articles des hampes d'Équisétacées et en sortent la nuit pour ronger les verticilles proches et s'enfoncer à l'abri d'un autre article.

Pendant leur vie endophyte, les larves creusent des galeries de types très variés et souvent caractéristiques : la forme et la disposition, la direction même des galeries sont fixes pour une espèce donnée dans une essence donnée.

### Larves mineuses.

Des larves des ordres les plus divers : Coléoptères, Lépidoptères, Diptères, Hyménoptères, se développent dans l'épaisseur du parenchyme foliaire, entre les deux épidermes. Leur trace est généralement reconnaissable à la mince pellicule épidermique détachée et morte qui la recouvre et dont la couleur tranche avec les tissus sains environnants. Les « mines » ainsi établies ont une forme caractéristique des diverses espèces, et les travaux destinés à permettre l'identification des Insectes mineurs font grand usage de cet aspect (1) (fig. 21) ; souvent la cavité de la mine est encombrée par les excréments de la larve. Parfois aussi la larve rejette les excréments à distance au moyen d'une plaque subanale mobile. Essentiellement on peut reconnaître deux grands types de mines : des mines bilatérales, où tissus palissadique et lacuneux sont attaqués, et mines unilatérales dont les unes sont inférieures, localisées au tissu lacuneux, et les autres sont supérieures, situées dans le tissu palissadique. Enfin quelques Lépidoptères, comme *Phyllocnistis suffusella* Z., et les premiers stades d'espèces d'*Ornix* ou de *Lithocolletis* sont des « sap-feeders » qui vivent dans l'épaisseur de l'épiderme dont ils détruisent les parois transversales, sans jamais toucher aux parois supérieure et inférieure.

Au point de vue éthologique, les larves se distinguent en mineuses temporaires qui ne passent qu'une partie de leur existence dans la mine ; mineuses stationnaires qui ne quittent la mine que pour se nymphoser, et mineuses constantes, comme *Lithocolletis emberizaepennella* ou *Nepticula Weaweri*, qui se nymphosent dans la mine. La séparation entre les diverses catégories n'est pas toujours très nette. Telles chenilles, comme celles des *Coleophora*, ne sont mineuses qu'au premier stade ; après leur première mue, elles décou-

1. M. Hering, Die Blattminen Mittel- und Nord-Europas. Neubrandenburg, *Feller*, 1935-1937, 631 p., 500 fig., 7 pl. — Die Oekologie der blattminierenden Insektenlarven. *Zoolog. Bausteine*, I, 2, 1926, 248 p., 1 pl. col., 67 fig.

Source : MNHN, Paris

pent une portion des parois de leur mine et s'en font un sac, progressivement agrandi avec de la soie, où elles s'installent et qu'elles transportent avec elles ; puis elles fixent le sac sur une feuille et s'enfoncent, par un trou circulaire, dans la feuille où elles creusent une nouvelle mine, qu'elles abandonnent bientôt de la même manière pour s'en creuser une troisième ; et ainsi de suite. Bien que généralement caractéristique de groupes systématiques entiers, la vie mineuse apparaît aussi sporadiquement dans les groupes les plus divers. Ne vient-on pas de signaler ainsi un Cécidomyiide mineur (1) ?

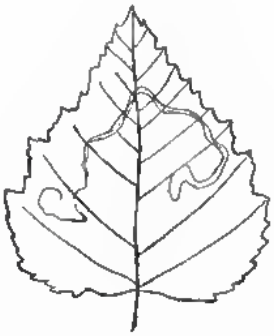


FIG. 21. — Mine foliaire de *Lyonetia clerkella* sur *Betula verrucosa* (d'après HERING).

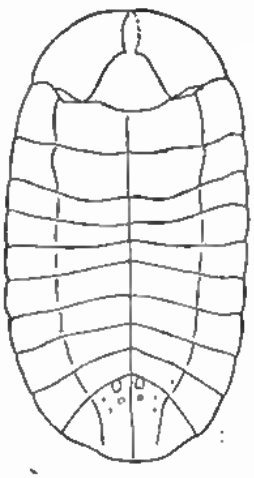


FIG. 22. — Larve de l'Hispide mineur (d'après BÖVING et CRAIGHEAD).

On pouvait se demander si la vie dans un espace aussi limité, aplati, que peut l'être une feuille, n'entraînait pas de modifications morphologiques.

Dans une première série de mines, l'un des épidermes se soulève, soit passivement, soit par suite de l'établissement, sous l'épiderme, d'une série de sutures de soie qui resserrent les lèvres de la mine. Dans les deux cas, l'habitat formé n'est pas particulièrement aplati et les larves ne montrent pas de caractères spéciaux.

Au contraire, lorsque les larves sont des mineuses véritables, elles montrent des caractères très spéciaux.

Tout d'abord, et dans des groupes très divers : Hispides des Coléoptères, Agromyzides des Diptères, Lépidoptères, les larves mineuses sont comprimées dorsoventralement, aplaties, les marges latérales du corps étant souvent anguleusement saillantes au niveau des divers segments (fig. 22). Cet aplatissement s'accompagne fréquemment d'une sclérification accrue des téguments et d'une réduction des appendices : pièces buccales, antennes, pattes.

1. F. M. HERING, Eine minierende Gallmücke (Dipt. Cécid.) (*Clinodiplosis syringogenea* sp. n.). *Eos*, 1943, IX, p. 211-214, fig.

Source : MNHN, Paris

Ces caractères opposent, dans un groupe donné, comme les Tenthrèdes, les larves gallicoles et les larves mineuses.

Mais on peut aussi constater des modifications locales, plus spéciales. Ainsi HACKMAN note la tendance que présentent les stemmates des chenilles mineuses à se placer de chaque côté de la tête en une ligne longitudinale ; d'autre part la structure des stemmates se modifie et montre une tendance vers la dégénérescence. Cette dégénérescence peut se marquer par une réduction de leur nombre : de six chez *Chrysopora*, il passe à cinq chez *Bucculatrix*, quatre chez *Lithocolletis*, trois chez les jeunes *Xanthopsilapteryx*, deux chez *Heliozela* et un enfin chez *Nepticula*. En outre la cornée est biconvexe chez *Chrysopora*, mais devient plan-convexe chez *Bucculatrix* et en ménisque chez *Nepticula* ; elle est très réduite chez *Xanthopsilapteryx* et disparaît même complètement dans les jeunes larves de *Lithocolletis* et de *Xanthopsilapteryx*. Les cellules cornéagènes se réduisent aussi et finissent, chez *Lithocolletis*, etc., par ne plus se distinguer des cellules hypodermiques normales ; le rhabdome lui-même montre des traces de réduction.

Mais HACKMAN fait quelques réserves quant au rapport direct existant entre ces réductions et la vie mineuse. En effet, il rappelle que le pigment ocellaire disparaît complètement dans les ocelles des larves qui, comme le Géléchiide *Endrosis lacteella* Schiff., se nourrissent essentiellement de substances animales ou végétales mortes ; d'autre part, les chenilles endophytes (*Cossus*, *Orthotelia*, etc.) ont des stemmates entièrement normaux (1).

Morphologiquement parlant, les larves des « sap-feeders » montrent des modifications plus profondes que les mineuses ; à l'aplatissement du corps viennent s'ajouter l'élongation des antennes, l'hypertrophie du labre, l'atrophie des appendices locomoteurs, de la glande séricigène, des endites maxillaires, et une transformation des mandibules en deux lames horizontales qui sont tenues écartées et coupent les cloisons cellulaires grâce à des mouvements de la tête entière (2).

La vie dans les mines impose parfois aussi aux larves des changements d'éthologie : parmi les mineuses il en est, comme *Dibolia menthae* Her. ou *Pegomyia nigrisquama* Stein., qui accumulent leurs excréments en un même point de la mine ; d'autres, comme les chenilles de *Cosmopteryx*, les rejettent constamment à l'extérieur.

### Larves gallicoles.

Beaucoup de larves vivent dans des galles. Il semble même que la vie dans une galle soit beaucoup plus générale qu'il ne paraît à première vue. RABAUD a en effet découvert l'existence d'une cryptocécidie, une galle cachée, formée

1. W. HACKMAN, Ueber Bau und Lage der Ozellen bei blattminierenden Schmetterlings-Raupen. *Acta Zool. Fenn.*, 34, 1942, p. 1-37, 48 fig., 2 pl.— P. BENANDER, Die Gelechiiden-Raupen. *Opuscula Entomol.*, Lund, II, 1937, p. 49-109, 37 fig.

2. S. H. JAYEWICKREME, A comparative study of the larval morphology of leaf-mining Lepidoptera in Britain. *Trans. R. ent. Soc. London*, XC, 1940, p. 63-105, 12 fig.



Source : MNHN, Paris

par le ver des Noisettes, au cours de son développement ; cette galle est consommée par la jeune larve et n'a par suite qu'une durée éphémère, ce qui fait qu'elle échappe aisément à l'observation. Mais dans nombre de cas les galles sont très visibles.

Souvent l'Insecte est responsable de la formation de la galle où se développe sa larve, soit que la ponte ait été accompagnée d'une émission de liquide irritant pour les tissus végétaux, soit que l'activité de la jeune larve provoque leur prolifération. Les galles de ce type sont dues surtout à des Hyménoptères : Cynipides, Tenthrèdes ; à des Diptères Cécidomyides, et à des Coléoptères : Buprestides, Chrysomèlides, Curculionides. Leur forme comme leur localisation varie énormément : on en trouve sur les racines, les tiges, les feuilles, les bourgeons, les fleurs ; il en est de bien régulières, comme les galles du Chêne, ou d'irrégulières. Dans nombre de cas, chaque galle n'abrite qu'un seul individu ; mais il y a aussi, surtout chez les Cynipides et les Cécidomyides, des galles en quelque sorte colonialcs, abritant plusieurs individus de la même espèce.

Parfois, au contraire, les gallicoles sont attirés par des galles dues à d'autres organismes, soit vides, soit encore occupées par leurs propriétaires. Les galles foliaires de beaucoup de Pucerons sont ainsi hantées par les larves prédatrices de Diptères Syrphides, de divers Névroptères et de Coccinellides. Les rapports entre les Charançons : *Apion*, *Ceutorhynchidius*, *Balanobius*, *Anthonomus*, et les fabricants des galles qu'ils habitent : Pucerons, Tenthrèdes, Diptères, sont mal connus, mais le Coléoptère ne paraît jamais s'installer en prédateur, peut-être n'utilise-t-il les galles qu'à cause de la richesse particulière de leurs parois en substances diverses : sucres, tannins surtout. Les Chenilles de divers *Gelechia*, *Poecilonota* et de quelques autres genres, utilisent aussi les galles de *Chermes*, etc., pour y achever leur développement larvaire et s'y nymphoser.

Beaucoup de Cynipides, comme les *Synergus*, vivent également dans les galles d'autres organismes. Selon qu'ils se développent dans l'épaisseur des tissus de la galle ou dans les loges occupées par les auteurs de la déformation, ils doivent être considérés comme sans influence, ou comme nuisibles à leurs hôtes. Mais il est remarquable que ces espèces, pourtant incapables de se fabriquer par elles-mêmes des galles, entraînent par leur présence des modifications dans la galle de leur hôte.

Parmi les gallicoles, il en est de facultativement gallicoles, comme nombre de Lépidoptères : *Tephroclystia linariata* S. V. qui vit dans les fleurs ou dans les capsules déformées de *Linaria*, *Argyroploce lediana* L. qui vit entre les feuilles de *Sedum* ou dans des acrocécidies. Un Coléoptère, *Ceuthorhynchus contractus* Marsh., de même, vit dans des galles des tiges ou des racines ou en mineur dans les feuilles.

Le passage des mines aux galles se fait d'ailleurs insensiblement, surtout parmi les Lépidoptères ; chez certaines espèces, il est même difficile de savoir à quelle catégorie appartiennent les larves ; le cas est particulièrement net

Source : MNHN, Paris

pour le Gracilariide *Micrurapteryx pavoniella* Z. D'ailleurs les mines de certaines espèces sont parfois le point de départ de galles, même après avoir été partiellement abandonnées par l'Insecte ; c'est le cas du *Phyllocnistis saligna* Z.

D'autres gallicoles de type particulier sont ceux qui, comme divers Charançons nord-américains ou comme le Lépidoptère *Orneodes grammodactyla* Z., ne fréquentent les galles que pour une de leurs générations annuelles et non pour l'autre. Dans ce cas, néanmoins, les deux générations sont endophytes. Ainsi, le *Gonotrachelus elegans* Boh., dont la seconde génération s'abrite dans les galles foliaires de *Phylloxera vastatrix* Planchon sur *Hicoria pecan*, a une première génération qui habite, au Texas, les pétioles de *Hicoria alba* (1). Il est probable que lorsque les deux générations n'ont pas mêmes

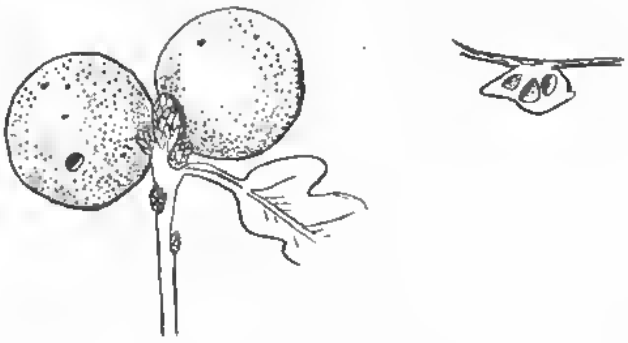


FIG. 23. — Galle de *Cynips* du Chêne (à gauche) et galle ouverte de *Biorrhiza pallida* (à droite).

mœurs, leur comportement diffère dans les différentes régions constituant leur habitat.

Du reste, les formes gallicoles, plus que les formes mineuses, apparaissent sporadiquement dans les groupes les plus divers, affectant une espèce par-ci, par-là dans des genres différents. Si parmi les Lépidoptères elles ne se rencontrent que parmi les Micros, cependant HERING fait remarquer la différence de régime de deux espèces d'*Enetria*. Parmi les Coléoptères, en dehors des Charançons, responsables de très nombreuses galles, on connaît dans bien des groupes quelques formes ayant mêmes mœurs : Buprestides, Sagrides, Mordellides, etc.

Il faut aussi remarquer que, malgré l'existence des cryptocécidies, les galles ne répondent pas nécessairement à l'attaque de la plante par l'Insecte. Bien plus, une forme normalement gallicole peut, lorsqu'elle est polyphage, vivre sur certaines plantes sans y former de galles. Un très bel exemple en a été donné par HOFFMANN pour le Charançon *Ceuthorrhynchus pleurostigma* Marsh. Typiquement, l'Insecte provoque des galles très caractérisées sur les

1. W. DWIGHT PIERCE, Notes on the habits of weevils. *Proc. ent. Soc. Washington*, XVIII, 1916, p. 6-10.

Source : MNHN, Paris

Crucifères, et en particulier sur le Chou. Or sur le Cresson de fontaine l'attaque de l'Insecte, si elle provoque une atrophie foliaire avec coloration particulière des feuilles, n'entraîne aucune prolifération cellulaire locale (1).

Les galles affectent toutes les parties de la plante, toutes les familles de Phanérogames et même, paraît-il, certains Cryptogames vasculaires. Le plus souvent les renflements observés n'ont rien de particulier. Même lorsque leur forme est bien régulière, caractéristique à première vue de leur auteur, les galles ne sont presque toujours que des excroissances banales des tissus végétaux attaqués. Souvent, surtout dans les galles de chatons, de bourgeons de fleurs ou de jeunes fruits, l'organe atteint se détache avant la maturité normale. La larve poursuit alors son développement à terre, aux dépens des provisions contenues dans sa galle. Il existe pourtant un type remarquable de galles : dues à la chenille du Papillon sud-américain *Cecidoses eremita*, elles comportent un véritable opercule mobile, rappelant un peu les dispositifs d'ouverture préformés des œufs de nombreux Hémiptères. A l'apparition de l'adulte, celui-ci, pour quitter sa demeure aux parois rigides, n'a qu'à soulever la porte.

Une galle peut fournir abri et nourriture à une seule larve, ou bien au contraire, comme c'est le cas le plus fréquent chez les Cynipides, elle héberge un assez grand nombre d'individus, dérivant de la ponte d'une seule femelle. Ces larves sœurs ne sont pas toujours réunies au cœur de la galle ; elles peuvent être isolées dans des cellules individuelles. La disposition des cellules n'est en général pas quelconque, et, lorsque la galle a une forme régulière, Cotte a pu montrer qu'elles se situaient dans le plan équatorial, mais non point pour des raisons de voisinage : la localisation tient à la distribution, dans la galle, des divers tissus et à l'installation des larves dans un tissu déterminé. Parfois, séparées dans leur jeune âge, elles se réunissent, plus tard, après avoir rongé les cloisons, en une loge unique, comme le font des larves de Tenthrèdes telles que *Enura amerinae* L.

On a beaucoup discuté de la cause déterminante des galles. Celles-ci répondent-elles à l'excitation des tissus végétaux, blessés par la mise en place de l'œuf, ou sont-elles sous la dépendance d'une substance organisatrice injectée par la mère pendant l'oviposition ou libérée par la jeune larve ?

Il semble bien que l'oviposition provoque une réponse de la plante, avec une prolifération indifférenciée, qui est en rapport étroit avec la croissance du reste de l'organe attaqué. Mais, en outre, la forme spécifique de la galle se réalise sous l'action de la larve, et peut-être de l'œuf ; il pourrait, en effet, d'après Magnus, se produire des échanges constants entre l'œuf des Cynipides, dont le pédicule d'attache serait perforé au sommet et parcouru par un fin canal, et les tissus végétaux.

Toutefois, si d'une façon générale la croissance de la galle suit celle de la plante, démarrant avec elle et s'arrêtant avec elle, il est des cas où une

1. A. Hoffmann, Contribution à l'éthologie de *Ceuthorrhynchus pleurostigma* Marsh. *Bull. Soc. ent. France*, 1944.

Source : MNHN, Paris

galle, détachée de son support, peut continuer à croître ; du moins est-ce ce qui a été constaté chez *Nemolerus lenticularis*.

Des études morphologiques précises montrent que l'on ne peut considérer les galles comme de simples arrêts du développement, ainsi qu'on le fait pour les galles de Chloropides, et que les essais de cécidogenèse expérimentale, tels que ceux de Rose, ne sont pas suffisants pour nous permettre de comprendre leur origine.

### Le régime alimentaire.

Le régime alimentaire de beaucoup de larves phytophages provoque l'étonnement admiratif de maints éleveurs. Que penser de ces Chenilles qui se délectent des feuilles ou des tiges d'Euphorbes imprégnées de suc caustique ? Rien que sous nos climats, ces plantes vénéneuses abritent le magnifique *Deilephila euphorbiae* L. et des *Simyra*, *Acronycta*, *Malacosoma*, *Polychrosis*, *Nepticula*. A côté de ces Papillons, des Coléoptères : Mordelles et Ipides, prospèrent. Et les Euphorbes cactiformes de la région côtière du Draa sont rongées par des larves d'Ipides, des asticots de Diptères, etc. ; or, quiconque a chassé dans ces Euphorbes, cherchant à en extraire la substantifique moelle qui pour nous est l'Insecte, en a gardé pendant de longs jours le douloureux souvenir aux yeux et à la bouche et le conservera en cuisante mémoire. D'autres, comme la larve de *Pria*, vit de Douce-amère ou, comme les Ithoniides, de diverses autres Solanées ; une *Plusia* ronge les Aconits.

D'où vient cette impunité à l'égard de plantes pourtant hautement toxiques ? et d'une toxicité à caractère très général de par les alcaloïdes en cause ? Il semble qu'elle tienne à une aptitude spéciale des larves à extraire, des produits végétaux qu'elles ingèrent, les poisons, qu'elles rejettent ensuite hors du circuit digestif normal. Nous verrons plus loin le rôle de l'osmétérium (p. 103) ; un rôle analogue revient sans doute aux concrétions cristalloïdes de tannins incluses dans les cellules de l'intestin moyen de diverses Chenilles, dont *Tortrix viridana* L., nourries de plantes riches en tannins, et plus spécialement de feuilles de Chêne. Si on leur fournit un aliment pauvre en tannins, ces masses ne se forment pas.

Mais les phytophages ne se bornent pas à se nourrir de substances qui pourraient sembler hautement toxiques ; pour toutes se pose le problème général de la nutrition ? Une plante comprend essentiellement de la cellulose et des hémicelluloses, plus ou moins combinées à des corps comme la linine, des composés pectiques et des tanuins ; mais elle comprend aussi une partie vivante, presque toujours beaucoup moins importante quantitativement que le squelette. Cette partie vivante comprend de l'amidon, des sucres solubles, des corps gras et des huiles essentielles, enfin des protéines.

Quelle part ces diverses substances prennent-elles dans la nutrition des larves ?

Il existe évidemment de grandes différences selon les groupes et l'étude

Source : MNHN, Paris

n'a guère été poussée que chez les Lépidoptères et les Coléoptères. On ne paraît pas avoir étudié les Diptères et les *Siricidae* à ce point de vue.

Chez les premiers on ne connaît qu'une chenille capable de digérer la cellulose : la chenille de *Cemiosloma*. L'amidon n'est guère utilisé non plus.

L'alimentation paraît se faire surtout aux dépens des graisses, des huiles et des protéines. Cependant on a signalé, dans le tube digestif de diverses chenilles, des Bactéroïdes ou des spores d'*Isaria*, qui sont susceptibles de se multiplier, de passer dans la circulation et d'être phagocytées. Or ces formes n'existent que dans les chenilles xylophages et chez celles des formes mineuses qui, comme *Xanthospilapteryx syringella* F., ne sont des « sap-feeders » qu'au premier stade. Dans ce dernier cas les symbiontes supposés n'apparaissent qu'après l'achèvement de ce stade, ce qui, joint aux transformations subies par les pièces buccales qui ne peuvent plus déchiqueter finement la nourriture, a fait penser à Portier que c'étaient là de véritables symbiontes.

Chez les Coléoptères on a signalé la présence de cellulase chez quelques Cérambycides. Mais il semble que la majorité des formes phytophages ne puissent pas utiliser la cellulose pour leur alimentation. Il ne faut pas perdre de vue cependant que, d'après les recherches faites surtout sur les Anobiides et les Lyctides, la ponte n'a pas lieu sur n'importe quel bois ; les adultes ne sont attirés que par des bois renfermant des substances non cellulosiques : sucres simples d'une part, matières protéiniques ou corps gras de l'autre. Le fait est si général que l'on a pu protéger les bois d'œuvre des attaques des Insectes en les traitant chimiquement pour les débarrasser de ces matières nourricières. Mais si les celluloses ne sont que rarement présentes, les sucs digestifs de ces Insectes renferment des diastases correspondant à la plupart des autres substances alimentaires renfermées dans les bois. Aussi semble-t-il possible de trouver l'explication de leur digestion par des processus simples.

D'autre part, les larves de Coléoptères xylophages présentent une croissance très supérieure à la normale, avec un rendement amélioré, si on les élève sur milieu peptoné. Les celluloses de leur nourriture usuelle n'ont donc pas de très grande utilité pour eux, mais constituent plutôt une surcharge inutile (1).

Ainsi peut-on prouver l'utilisation par les *Anobium* des celluloses, des hexoses, à un moindre degré des pentoses ; par contre corps gras et huiles ont un effet nocif lorsque leur concentration est supérieure à la normale (2).

Cependant on n'a qu'exceptionnellement cherché à savoir si les diastases présentes permettaient une alimentation suffisante. La découverte de microorganismes symbiotes associés à beaucoup de ces larves a tout

1. G. Becker, Zur Ockologie und Physiologie Holzzerstörender Käfer. *Zeits. angew. Entom.*, XXX, 1943, p. 104-118, 8 fig.

2. G. Becker, Ockologische und physiologische Untersuchungen über die Holzzerstörenden Larven von *Anobium punctatum* de Geer. *Zeits. Morph. Oekol. Tiere*, XXXIX, 1943, p. 98-152. 31 fig.

Source : MNHN, Paris

de suite amené — par analogie sans doute avec les faits établis chez les Termites — à croire que leur digestion ne pouvait utiliser que des produits déjà travaillés par les symbiontes, ou les symbiontes eux-mêmes. N'a-t-on pas été jusqu'à penser que grâce à leurs symbiontes certaines larves de Lamiens pourraient synthétiser les substances protéidiques à partir de l'Azote libre atmosphérique ?

En dehors des considérations théoriques, philosophiques presque, on a été porté à accorder une grande importance aux symbiontes à cause des dispositifs morphologiques très spécialisés qui les renferment, et surtout à cause des modes de transmission si particuliers, assurant le passage des symbiontes des imagos aux larves.

Chez les Coléoptères on a signalé des symbiontes chez des larves de très nombreuses familles : *Anobiidae*, *Lagriidae*, *Chrysomelidae*, *Cerambycidae*, *Curculionidae*, *Tenebrionidae*, *Scarabaeidae*, entre autres. Ces symbiontes sont généralement intracellulaires et, exceptionnellement, extracellulaires.

Les symbiontes extracellulaires ne sont connus que chez les Scarabéides ; ils comprennent des Flagellés et surtout des Bactéries. Ces organismes vivent dans une vaste poche, dilatation de l'intestin postérieur, aux dépens des débris de bois et d'humus qui y subissent une stase prolongée. Ils prolifèrent dans ce milieu dont la réaction acide leur est favorable. Ils sont alors digérés par une diastase protéolytique active en milieu acide, s'écoulant de l'intestin moyen, à réaction alcaline, vers l'intestin postérieur ; c'est le produit de leur digestion qui nourrirait les larves ; celles-ci se contaminant directement par leurs aliments.

Les symbiontes intracellulaires ont des localisations très variables. On en connaît dans les oenocytes chez les *Tribolium*, dans les tubes de Malpighi, le corps gras enveloppant le tube digestif, des poches d'aspect glandulaire vers l'avant ou l'arrière de l'intestin moyen. Ils peuvent être constamment séparés du tube digestif ou au contraire en communication avec lui.

Les recherches récentes, celles surtout de Koch, semblent montrer que le mycétome n'intervient pas dans la digestion. Tout au plus pourrait-on conclure, et encore en formulant les plus expresses réserves, que le mycétome joue un certain rôle dans la croissance larvaire. Il est difficile de tirer, des observations auxquelles on procède après stérilisation, des conclusions formelles, car toute opération de stérilisation provoque nécessairement des troubles considérables retentissant sur toute la suite du développement. Dans certains cas, en particulier chez les *Anobium*, on a pu montrer qu'une attaque préalable du bois par des Champignons ou des Levures avait un effet positif sur la croissance larvaire en augmentant la teneur en azote des substances ingérées, sans que l'on puisse parler d'association entre ces organismes et les larves (1). L'effet serait du reste plus mécanique que

1. W. G. Campbell, The relationship between nitrogen metabolism and the duration of the larval stage of the death watch beetle (*Xestobium rufovillosum* de G.). *Biochem. Journ.*, XXXV, 1941, p. 1200-1208.

Source : MNHN, Paris

chimique. Par ailleurs il est des larves, comme celles de *Sciara*, qui vivent des productions cryptogamiques bien plus que du bois lui-même.

Il est souvent très délicat d'interpréter les rapports existant entre des végétaux inférieurs et les Insectes qui y sont associés ; on tombe aisément dans l'exagération. Un excellent exemple de l'interprétation excessive, en terme de « symbiose », d'un groupement de ce genre est donné par le cas des larves d'Odonates qui, dans des conditions d'éclairement suffisant et de mobilité atténuée, voient pousser sur leur dos une dense végétation où les Algues du genre *Oedogonium* jouent un rôle de premier plan. KAMMERER (1) a construit tout un roman sur cette association qui paraît n'avoir pourtant, pour la larve, qu'un effet légèrement gênant.

D'autre part les larves xylophages, dont le régime comporte une teneur particulièrement élevée en sucres, présentent une formation de corps gras beaucoup plus élevée que ne l'est celle des larves vivant aux dépens du terreau ou de l'humus. C'est ainsi que, chez les Cérambycides comme chez les *Cossus*, TIMON DAVID a trouvé un indice d'acide compris entre 68 et 76 contre un indice de 21 chez la larve d'Orycte ; les deux larves xylophages ont aussi un indice de saponification sensiblement identique (2). Cette observation rappelle les transformations réversibles de sucre en corps gras, sous l'influence des changements de température, classiques en physiologie végétale. La teneur élevée en corps gras des xylophages pourrait aussi se rapprocher de la faible teneur en eau de leur nourriture, selon une règle qui paraît très répandue chez les Insectes (3).

Dans le même ordre d'idées, on peut signaler que la réaction du suc gastrique de beaucoup de phytophages : Lépidoptères, Trichoptères, Coléoptères, est très fortement alcaline, se tenant entre *pH* 9,0 et *pH* 9,4. Ce caractère est, il est vrai, devenu général chez les Lépidoptères, et les larves qui se nourrissent de soie ou de cire ont gardé un *pH* intestinal de 9,9. Cependant, d'une façon générale, cette alcalinité s'oppose à l'acidité du suc gastrique des prédateurs et carnassiers.

Chez les Hyménoptères, PARKIN a mis en évidence, tout récemment, des symbiontes extracellulaires. Chez les larves femelles de *Siricidae*, il a observé, dans des invaginations hypopleurales du premier segment abdominal, une accumulation de Champignons qui, mis en culture, ont fourni des *Sterum sanguinolentum* (A. et S.) Fr., c'est-à-dire l'espèce même qui tapisse normalement les galeries larvaires et qui est considérée comme jouant un rôle dans la nutrition de l'Insecte. Ces poches à Champignons ne paraissent pas être uniquement des réservoirs de semences, car la couche hypoder-

1. P. KAMMERER, Symbiose zwischen *Oedogonium undulatum* und Wasserjungferlarva (*Aeschna cyanea*). *Wiener Fest. Schr.*, 1908, p. 238-252.

2. J. TIMON-DAVID, Sur l'élaboration synthétique des corps gras chez les larves xylophages. *C. R. Soc. Biol.*, XCVII, 1927, p. 586-588.

3. H. HOCHRAINER, Der Wassergehalt bei Insekten und die Faktoren, die derselben bestimmen. *Zool. Jahrb. Physiol.*, LX, 1942, p. 387-436, 14 fig.

Source : MNHN, Paris

mique qui les tapisse est sensiblement modifiée dans son aspect cytologique (1).

Chez les Diptères phytophages, on ne paraît pas avoir jamais analysé les sécrétions gastriques. Mais, chez les *Trypelidae*, on a mis en évidence l'existence, fréquente, d'un mycétome contenu dans quatre poches au début de l'intestin moyen. Dans certains cas ces poches, présentes, sont stériles ; dans d'autres elles sont bourrées de bactéroïdes (fig. 24). Rapprochant ce fait de l'association fréquemment signalée entre larves de Diptères et Bactéries contenues dans leur tube digestif ou répandues dans leur milieu nourricier, STAMMER en a conclu que ces bactéroïdes devaient avoir une réelle importance dans la physiologie des larves. Mais il avoue n'avoir rien trouvé qui rappelle un organe symbiotique dans les larves mineuses d'Agromy-

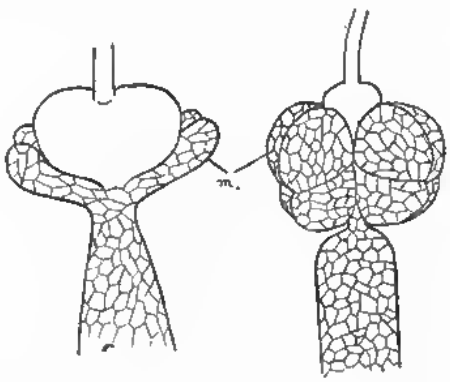


FIG. 24. — Mycétomes de Diptères. A gauche, mycétome stérile de *Dacus longistylus* Wied. ; à droite mycétome fertile de *Tephritis conura* LOEW. (d'après STAMMER).

zides, d'Anthomyzides et d'un *Hydromyza* (2). Chez le Muscide *Hylemyia coarctata* Fall., on aurait observé une symbiose avec des Bactéries.

La physiologie générale de la nutrition des phytophages n'a été qu'à peine ébauchée. Cependant, d'après quelques essais sur les larves de Charançons, on a pu établir que l'optimum thermique, bien différent du maximum thermique, correspondait à une ingestion maxima de nourriture et à la réalisation du poids maximum. Aux températures supérieures à l'optimum, taille imaginale et masse d'aliments ingérée diminuent régulièrement, comme aussi aux températures inférieures à l'optimum (3).

1. E. A. PARKIN, Symbiosis in larval Siricidae (Hymenoptera). *Nature*, 147, 1941, p. 329.

2. H. J. STAMMER, Die Bakteriensymbiose der Trypetiden (Diptera). *Zeits. Morph. Ockol. Tiere*, XV, 1929, p. 481-523, 25 fig.

3. O. KAUFMANN, Beziehungen zwischen Entwicklungsdauer, Eigengewicht und Gewicht der gefressenen Nahrungsmenge bei Larven von *Phytonomus punctatus* F. (Coleoptera Curculionidae). *Arb. physiol. angew. Ent.*, X, 1943, p. 105-117, fig.

Source : MNHN, Paris

**Pélophages et coprophages.**

Parmi les larves se nourrissant de substances végétales, une place à part doit être faite à deux groupes écologiques particuliers : les mangeurs de vase ou pélophages, et les mangeurs d'excréments ou coprophages.

Les pélophages sont assez peu nombreux ; cependant il en existe quelques espèces parmi les Diptères ripicoles et parmi les Coléoptères : *Bledius*, *Platystethus*, Hétérocérides. Ce sont des larves au corps mou, à pattes assez courtes chez les Coléoptères, en général peu actives, qui vivent dans un réseau de galeries plus ou moins définies ; les unes sont franchement halophiles, comme certains Tipules des argiles marines, tandis que les autres se localisent aux eaux douces. Alors qu'il en est dont l'existence est constamment localisée aux vases, d'autres, au contraire, comme certains *Platystethus*, recherchent aussi les fumiers et les excréments. Dans les deux cas, la prise de nourriture se fait à peu près de la même manière : le milieu environnant lui-même est avalé, et ce n'est que dans le tube digestif que les sucs intestinaux font le tri entre les éléments inertes : grains de sable ou fragments de coquillages, et les éléments utilisables : cellules vivantes ou débris d'algues. Les cellules vivantes sont formées essentiellement par des Diatomées et des Oscillaires, dont on retrouve les membranes dans les excréments ; il est probable aussi que beaucoup de Protistes, qui abondent en général dans la vase superficielle, entrent dans la composition des repas de ces larves. Les pélophages sont donc bien des phytophages chez lesquels la nutrition se fait en filtrant un fort volume de substances inertes.

Au contraire des pélophages, les coprophages sont très nombreux. Pour dire vrai, il ne faudrait pas considérer toutes les formes qui se rencontrent dans les excréments comme des coprophages. Ce serait là une grave erreur. Le plus grand nombre des espèces que l'on trouve dans ce milieu : Staphylins, Silphes, Histérides, Sphacridiides, Diptères, sont des carnassiers recherchant les larves du petit nombre d'espèces que l'on peut réellement qualifier de coprophages. Ces dernières appartiennent à un petit nombre de groupes : Scarabéides, quelques Diptères. Selon les espèces, ils se nourrissent à même la masse d'excréments, ou ils en isolent des portions, ou ils en utilisent des morceaux séparés par les parents et ayant subi une préparation préliminaire.

Dans les trois cas on peut se demander quelle partie des excréments les larves sont capables d'utiliser. Jusqu'ici, en dehors de considérations théoriques, le sujet n'a pas été étudié ; mais quelques expériences de Fabre nous fournissent une réponse en première approximation. Des larves coprophages de Géotrupe, transportées de l'amas nourricier d'excréments sur un amas de végétaux décomposés, s'y maintiennent fort bien et y croissent tout aussi bien que dans les conditions normales. Si l'on rapproche cette expérience du fait que les *Lethrus*, proches parents des Géotrupes, approvisionnent leurs larves de pousses végétales et que les *Ataenius*, qui leur

Source : MNHN, Paris

ressemblent aussi, se nourrissent souvent d'humus, on peut supposer que l'alimentation des larves coprophages utilise les produits de première digestion des tissus végétaux ayant échappé à l'absorption intestinale. Ce sont ces produits, et non les substances qui ont échappé à toute action digestive, qui constituent l'aliment des coprophages. On s'explique alors les préférences présentées par de nombreuses espèces recherchant les laisses d'une ou d'une autre espèce. En dehors des caractères différentiels physiques des excréments, leurs différences chimiques, fonction pour une même alimentation de la chimie digestive de leur producteur, doivent avoir une importance attractive très grande ; mais l'essai de FABRE montre qu'il y a là préférence et non exigence.

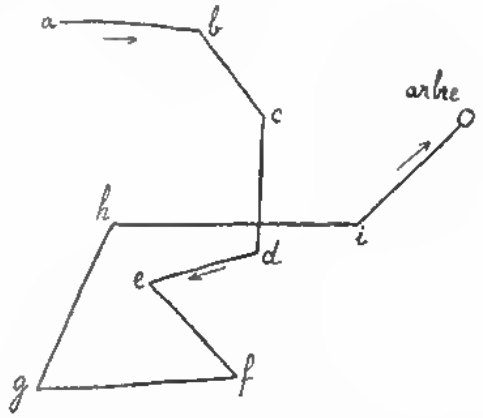



FIG. 25. — Trajet d'une Chenille de *Lymantria dispar* L., quand l'observateur va de *b* en *i*, puis s'efface pour démasquer un arbre (d'après de LÉPINEY).

### Physiologie sensorielle.

Il est certain que les facteurs chimiques et gustatifs jouent un rôle décisif dans la recherche de la nourriture. Mais d'autres facteurs paraissent intervenir aussi. Ainsi de LÉPINEY a pu montrer que les Chenilles de *Lymantria dispar* L. sont attirées à douze mètres de distance par des silhouettes élevées ou même par la silhouette d'un observateur (fig. 25) (1). Cette attraction peut entraîner des erreurs et amener les larves sur les poteaux télégraphiques. En outre nous avons déjà cité les observations de GÖTZ, qui indiquent que les Chenilles de Vanesses sont attirées par la couleur verte elle-même. Ainsi les stemmates larvaires fournissent des images définies ; des essais de de LÉPINEY il ressort aussi que, au moins chez *Lymantria*, les deux types de stemmates ont pratiquement même rôle. La précision de l'attraction subie est

1. J. de LÉPINEY, Note préliminaire sur le rôle de la vision ocellaire dans le comportement des Chenilles de *Lymantria dispar*. *Bull. Soc. Zool. France*, LIII, 1929, p. 479-490. — Voir aussi V. G. DETHIER, The dioptric apparatus of lateral ocelli. II. Visual capacities of the ocellus. *J. comp. Physiol.*, XXII, 1945, pp. 115-126, 4 fig.

Source : MNHN, Paris

telle que les larves de Vanesses sont attirées par les tiges dénudées de leur plante nourricière. Les faits d'orientation sont compliqués par le résultat d'essais de Rabaud, établissant qu'une larve de *Cossus*, interrompue dans sa marche, reprend par la suite sa direction première comme si elle subissait une impulsion d'origine interne (1).

Une fois parvenues sur les plantes, les larves phytophages y présentent souvent des localisations précises correspondant à des réactions sensorielles particulières. Ainsi les larves de Galérucelles et de Cassides se localisent souvent à la face anatomiquement inférieure des feuilles, quelle que soit l'orientation de cette face. Les causes de cette localisation paraissent doubles. Pour Rabaud, la texture différente des deux faces foliaires, la saillie plus forte des nervures sur la face inférieure et le plus faible revêtement cirier de cette face fonctionneraient comme piège, immobilisant les larves qui y parviennent accidentellement. Par contre, pour Chauvin, ce serait l'humidité plus grande de la face inférieure, beaucoup plus riche en stomates, qui retiendrait les larves en créant un microclimat spécial.

Le sens chimique des larves phytophages semble très développé ; toutes celles qui sont inféodées à une plante ou un groupe botanique donné paraissent attirées, retenues, par une substance caractéristique de ce groupe. Et c'est souvent la substance toxique ou déplaisante au goût humain qui joue ce rôle attractif. Les larves de Tenthrèdes *Priophorus padi* L. sont attirées par l'amygdaloside ; les larves de diverses *Pieris* attaquent tout objet imprégné d'huile de moutarde ; celles de *Gastroidea viridula* Dej. recherchent les oxalates et l'acide oxalique (2).

De même les Chenilles d'*Anosia plexippus*, qui se nourrissent de feuilles d'*Asclepias*, riches en latex, attaquent tout tissu imprégné de ce latex, quittes à le rejeter ensuite. Les Chenilles de *Papilio* recherchent de même encore les huiles essentielles des Ombellifères, sur n'importe quel substrat (3).

Il est souvent difficile de faire le partage entre sens du goût et odorat. Toutefois dans certains cas on a pu mettre en évidence une attraction olfactive de la plante, par exemple sur les Chenilles.

Selon les groupes, selon même les espèces, la spécificité du végétal attaqué est plus ou moins stricte. Les expériences « d'allotrophie » ont montré que beaucoup de larves avaient des goûts strictement limités à un genre ou une famille végétale. D'autres, au contraire, sont beaucoup plus éclectiques. C'est l'existence de cette latitude d'adaptation à de nouvelles plantes-hôtes qui explique les ravages causés, dans les pays de grande culture, à une plante nouvellement importée, par des ravageurs préexistants dans le pays. Le passage sur un nouvel hôte peut du reste ne pas correspondre seulement à l'utilisation d'une place vide, mais apporter un bénéfice appréciable au

1. E. Rabaud, *Journ. Physiol.*, VIII-IX, 1926, p. 789.

2. E. Verschaeffelt, *Proc. K. Akad. Wetensch. Amsterdam Ent. Sc.*, XIII, 1911, p. 536-542.

3. V. G. Dethier, Chemical factors determining the choice of food-plants by Papilio-larvae. *Amer. Nat.*, LXXV, 1941, p. 61-73.

Source : MNHN, Paris

parasite. Ainsi dans les prairies du nord de l'Amérique du Nord, l'Hyménoptère *Cephus cinctus* Nort. vivait à l'état larvaire dans les chaumes de Graminées indigènes des genres *Bromus* et *Agropyrum*. Il n'y effectuait qu'à grand'peine son développement, car les dimensions exiguës de ces hampes ne lui laissaient qu'une place insuffisante pour y parachever sa croissance. De plus il était la proie de très nombreux parasites. Avec l'introduction du blé, le *Cephus* put effectuer, à tout coup, son entière croissance ; en outre, les parasites ne le suivirent pas dans ce nouvel habitat ; aussi l'Hyménoptère prit-il une extraordinaire extension, telle qu'il fallut, pour limiter ses dégâts, importer un parasite de l'espèce européenne du même genre (1).

Un travail de Dethier vient apporter une précieuse contribution à l'étude de la physiologie sensorielle des Chenilles. L'auteur américain dissocie la recherche du végétal, et son acceptation. La première ne serait que le fait du hasard, aidé par la combinaison du géotropisme et du phototropisme. Les sens chimiques (odorat et goût) ne pourraient pas y jouer de rôle, car leur seuil est moins élevé encore qu'il ne l'est chez l'homme et la distance à laquelle ils permettent une perception est très faible. Une aide peut aussi être apportée par la vue.

En ce qui concerne l'odorat, il n'y aurait que la discrimination entre « odeur de la plante nourricière habituelle » et « odeur différente ». La première est le stimulus nécessaire de l'acte réflexe qu'est la première morsure.

Le goût est tout aussi imprécis. Il n'y a même pas de différences, de ce point de vue, entre polyphages et monophages. Tout ce qui ne présente pas une odeur répulsive est attaqué. Les polyphages ne sont en somme que des organismes chez lesquels la série des réflexes nutriciels ne nécessite pas une odeur ou un goût spécial, pour être mise en route (2).

Naturellement, vient se greffer sur ce schéma la question des tolérances alimentaires, mais celle-ci relève d'autres faits.

Enfin les Chenilles paraissent sensibles aux sons, sans que la place de cette sensibilité dans la physiologie générale de la larve ait été déterminée (3).

Chez les larves d'*Agriotes*, il existe une indéniable attraction de l'Insecte par des substances émises par la plante et entraînées par l'eau dans le sol (4).

1. Salt, *Bull. entom. Res.*, XXIII, 1932, p. 211.
2. V. G. Dethier, Gustation and olfaction in Lepidopterous larvae. *Biol. Bull.*, LXXII, 1937, p. 7-23, fig.
3. D. E. Minnich, The reactions of the larvae of *Vanessa Antiopa* L. to sounds. *Journ. Exp. Zool.*, XLII, 1925, p. 443-469, 2 fig.
4. W. H. Thorpe, A. C. Crombie, R. Hill, J. H. Darbalh, The food finding of wireworms *Agriotes* spp. *Nature*, CLX, 1945, p. 46-47.

Source : MNHN, Paris

# V. — LES LARVES PRÉDATRICES

### Dispositifs de capture et de contention des proies.

Les larves prédatrices se bornent parfois à consommer des proies de petite taille, peu mobiles et mal armées. C'est ainsi que les larves de Coccinelles ou de Chrysopes, le « lion des pucerons » de RÉAUMUR, pâturent les

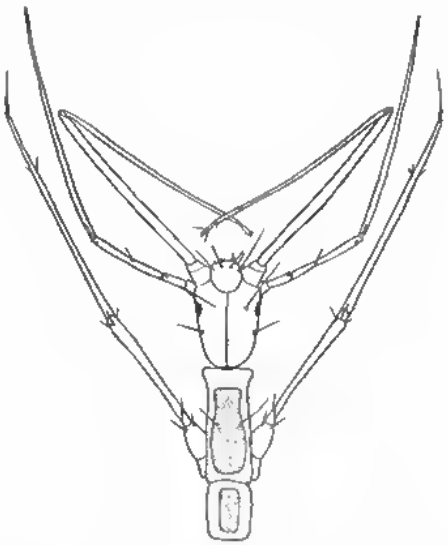


FIG. 26. — Avant-corps d'une larve prédatrice de *Stenus*, à appendices démesurément allongés (d'après PAULIAN).

Pucerons sans avoir besoin d'appareils spéciaux leur assurant une supériorité qu'elles possèdent de naissance. Mais la majorité des larves carnassières a affaire à plus forte partie. Dans les cas les plus simples, les appareils de capture et de contention des prédateurs sont formés par de simples différenciations des organes larvaires normaux ; dans les cas complexes, au contraire, les larves s'aident de constructions secondaires annexes.

D'une façon très générale les larves prédatrices ont des mandibules allongées, grêles, aiguës à l'apex, sans élargissement basal susceptible de former un lobe masticateur. Dans quelques cas, plus rares, l'élongation porte aussi sur les maxilles dont le palpe ou la lacinia sont étirés. L'appareil ainsi formé peut, chez les Omaliens, être bien plus long que la tête et il est susceptible d'être encore projeté en avant pour saisir les proies..

Source : MNHN, Paris

Enfin, chez les larves d'Osmyles et de Sisyres, mandibules et maxilles d'un même côté sont accolées en une longue tige creuse, grêle, arquée, finement denticulée à l'apex ; le « croc suceur » ainsi formé ne sert pas seulement à harponner les proies, il permet de les vider par son canal interne. Il y a là une arme d'hast de tout premier ordre.

Le labium ne montre de dispositifs hautement spécialisés à la capture des proies que chez les larves d'Odonates. L'appareil résultant a été pittoresquement baptisé par RÉAUMUR du nom de « bras mentonnier » ; l'illustre biologiste y voit une « vraie et très belle machine ». L'ensemble des pièces mentales est hypertrophié ; le sous-menton (qui est la pièce basale, pro-

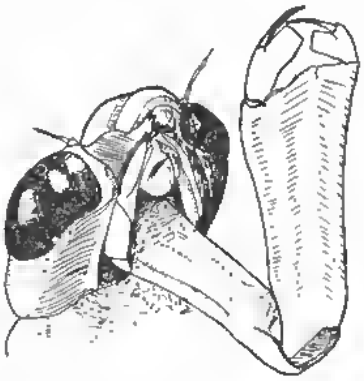


FIG. 27. — Masque d'*Anax* à demi ouvert.

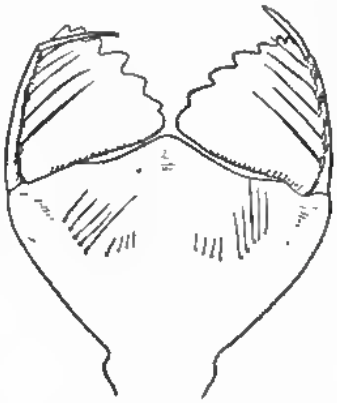


FIG. 28. — Détail de la face sternale du masque de *Synthemis eustalacta* Burm., montrant les crochets mobiles en lames et les rangées de soies sensorielles (d'après TILLYARD).

ximale) est, au repos, replié sous la tête, d'avant en arrière ; il est recouvert, d'arrière en avant cette fois, par le mentum. La région terminale, distale, antérieure, est plus ou moins développée et forme tantôt une simple plaque, tantôt une profonde cuillère qui, au repos, recouvre toute la face. Quand la plaque terminale est simple, elle porte deux crochets articulés sur les angles antéro-externes ; dans le cas contraire elle est formée de deux pièces capables de se rapprocher et de s'écarter. En présence d'une proie à bonne portée, c'est-à-dire à plus d'un centimètre pour les larves de Libellulides, l'Insecte projette son masque en avant ; les crochets, écartés par la pression sanguine, se referment sur l'objet visé ; après quoi le masque se replie et ramène la victime au contact des mandibules et des maxilles qui la déchirent. Les réflexes de déchiquetage des proies sont commandés par les mouvements du masque ; des expériences de ROSTAND il ressort que les larves ne s'habituent pas à l'amputation des masques et ne peuvent apprendre à saisir une proie directement par leurs mandibules ; en présence

Source : MNHN, Paris

d'une proie, elles se bornent à effectuer, en vain, tous les mouvements de la tête et des mandibules qui accompagnent ordinairement la projection en avant du masque.

En dehors de ces modifications dans le sens de la préhension, les pièces buccales des formes prédatrices sont généralement transformées en organes lacérateurs. Keilin a pu ainsi caractériser chez les larves de Diptères un type d'armature buccale de prédateur. Silfvenius a suivi l'évolution des pièces buccales des Trichoptères, aboutissant, chez les carnassiers, à la perte de la brosse mandibulaire subapicale et des brosses molaires. Ces

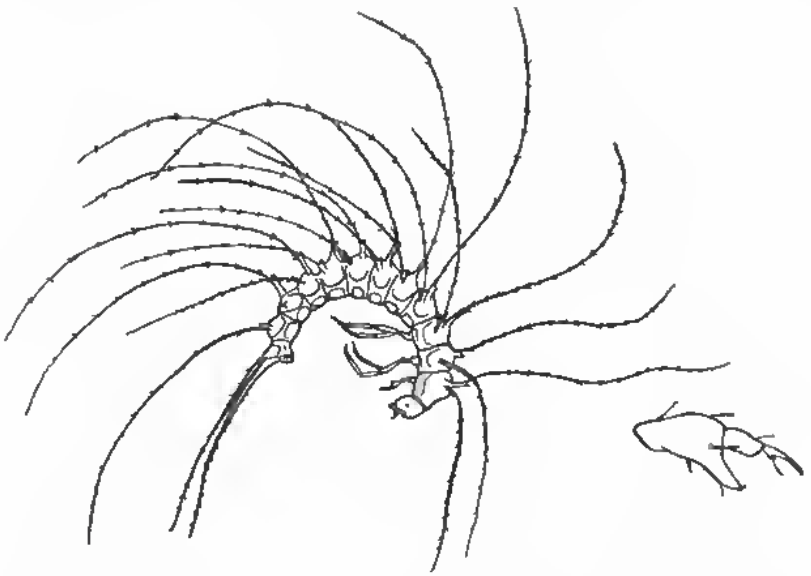


Fig. 29. — Larve I de *Pellodytes caesus* Duft., et détail de l'extrémité de la première paire de pattes préhensiles.

modifications sont, d'après le même auteur, corrélatives d'un déplacement des yeux, devenant plus franchement antérieurs. Nous avons pu décrire chez les *Staphylinoidea* des transformations analogues, avec modification de la forme de la tête, déplacement et regroupement des ocelles et accroissement de la mobilité pour l'articulation céphalothoracique.

Chez beaucoup de formes chasseresses les pattes antérieures assurent la prise des pièces buccales. Le plus souvent elles ne montrent pas de modifications spéciales de ce chef. Mais, deci, delà on rencontre des larves à pattes préhensiles.

Un des meilleurs exemples est fourni par les larves de *Pellodytes* et de quelques autres Haliplides. Et ce n'est pas le moindre paradoxe que de constater que, chez eux, cet appareil si perfectionné ne sert qu'à maintenir... des brins de Characées dont les larves se nourrissent. Quoi qu'il

Source : MNHN, Paris

en soit, le dispositif comprend typiquement un lobe grêle et allongé, dérivant de l'angle apical interne du fémur ; la griffe peut se replier et constitue une pince avec ce butoir (fig. 29). Une telle structure n'est pas sans évoquer les périopodes VII des mâles de beaucoup d'Isopodes Trichoniscides, tels qu'ils ont été décrits par VANDEL, VERHOEFF, LEGRAND, etc. Dans les deux cas il s'est établi une coaptation entre deux pièces sans contact initial.

Les larves apodes de divers Diptères, comme les *Chaoborus*, capturent leurs proies au moyen de leurs antennes allongées, débordant longuement la tête en avant, pourvues de longs poils sensoriels et très mobiles (fig. 30).

Tous ces dispositifs assurent la capture et la contention de proies rapides ou bien armées. Les mandibules de beaucoup de larves carnassières leur permettent aussi d'obtenir la paralysie, puis la digestion extraorale, de leurs victimes.

FIG. 30. — Larve de Corèthre, à antennes préhensiles.

Chez les Diptères on a cru voir une telle digestion qui serait le fait d'une sécrétion salivaire enfoncée dans les tissus par le travail des crochets, sans adaptation spéciale.

Mais les recherches de GUYÉNOT ont établi que la liquéfaction rapide des milieux de culture ou des proies était due à une dispersion très grande de microbes protéolyseurs introduits dans tous les trous faits par les crochets. Aucun extrait d'organe de *Lucilia* n'a jamais permis d'obtenir, s'il est utilisé de façon aseptique, la moindre lyse des substances nutritives. Peut-être, parfois, la protéolyse serait-elle due à la persistance des diastases digestives dans les excréments.

Parmi les Diptères parasites, comme les Hyménoptères, on peut aussi, très souvent, observer une digestion extraorale. Mais, dans ces groupes, ce type de digestion n'est pas exclusivement propre aux carnassiers : les larves de *Miastor* rejettent une salive qui a le pouvoir de digérer certains éléments du bois dont elles se nourrissent.

Chez les Coléoptères, où la digestion extraorale a été signalée chez les Cicindélides, les Carabiques, les Coccinellides, les Malacodermes et surtout les Hydrophilides et les Hydrocanthares, les dispositions sont plus perfectionnées.

Schématiquement il s'agit d'un canal qui parcourt les mandibules et est en communication, par son extrémité proximale, avec le pharynx ou les glandes salivaires.

Chez les Drilides et les Lampyrides on a pu constater que la substance



Source : MNHN, Paris

injectée par les fines mandibules des jeunes larves provoquait, après quelques morsures, la paralysie d'Escargots de taille médiocre. La salive injectée ensuite à la proie revêt un caractère digestif.

D'après VERHOEFF, les mandibules à injection des Malacodermes se seraient annexé une partie du clypéus et du labre. Mais BÖVING et CRAIGHEAD ne retiennent pas cette interprétation.

L'opposition entre la salive du début et la salive de la fin se retrouve chez les Dytiscides. Le premier liquide injecté est une neurotoxine qui se borne à paralyser, puis à tuer la proie choisie. Le second liquide est beaucoup plus noir et contient des diastases protéolytiques qui digèrent les tissus de la victime.

FIG. 31. — Mandibule de *Malthodes*. — *o. b.*, orifice basal ; *o. d.*, orifice distal, du canal mandibulaire.

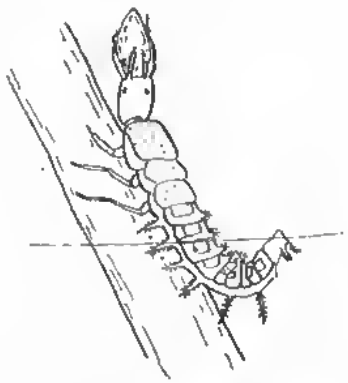


FIG. 32. — Attitude d'une jeune larve d'*Hydrophilus caraboides* L., maintenant sa proie hors de l'eau (d'après PAVLOWSKY).

Les formes aquatiques, qui saisissent leur proie sous l'eau, montrent des dispositifs susceptibles de protéger la salive digestive pendant son trajet de la bouche à la proie. Les *Hydrous*, lorsqu'ils ont saisi une proie, grimpent jusqu'à la surface de l'eau et se maintiennent à l'air jusqu'à ce que le corps de leur victime ait été vidé par leurs sucs digestifs. Chez d'autres Hydrophilides, comme les *Berosus*, les mandibules ont un canal d'injection dorsal, largement ouvert, mais qui peut être refermé par une grande expansion du clypéus, tenant lieu de toit.

L'appareil des *Dytiscus* est plus parfait. Le canal mandibulaire est parfaitement clos, ne communiquant avec l'extérieur que par des pores situés à ses deux extrémités. L'orifice basilaire est au voisinage d'un petit pore qui représente, de chaque côté, tout ce qui reste de la fente buccale, complètement ankylosée. Le pharynx, très musculeux, est relié à ces pores par un canal transverse. Fonctionnant alternativement comme pompe foulante et aspirante, les contractions du pharynx envoient dans la proie, maintenue par les mandibules, un jet de salive ; puis il aspire les produits

Source : MNHN, Paris

de digestion, injecte une nouvelle dose de salive, et ainsi de suite. Le fonctionnement satisfaisant de cet appareil est très délicat ; pour protéger la salive du contact direct de l'eau, il faut que les mouvements de flexion des mandibules, les mouvements de contraction du pharynx et les émissions de sucs digestifs soient parfaitement coordonnés.

Les larves de Névroptères possèdent aussi des mandibules creuses, servant à sucer les liquides du corps de leurs proies. Mais il ne paraît pas certain qu'elles disposent de sécrétions toxiques injectables. Si le fait est probable pour les Osmyles semi-aquatiques, il est très peu vraisemblable pour les

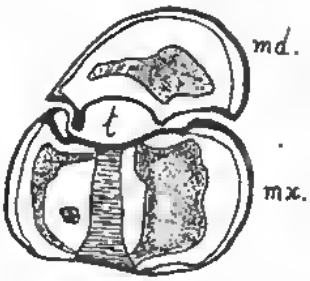



FIG. 33. — Coupe transversale de l'appareil de succion de *Megalomus hirtus* L.— *md.* mandibule, *mx.* maxille, *t.* canal médian (d'après KILLINGTON).

FIG. 34. — Larve de Chrysope, portant un manteau de débris de Pucerons.

Chrysopes et les Hémérobies. L'appareil d'injection, très perfectionné, est formé par les mandibules et les maxilles. Les mandibules, assez grêles et très sclérifiées, sont creusées en gouttière interne sur toute leur longueur ; à l'apex elles sont en général pourvues de denticulations dirigées vers l'arrière en barbillon d'hameçon ; la gouttière aboutit au pharynx. Les maxilles ont le même aspect que les mandibules, avec les mêmes denticules distaux ; elles sont formées de deux pièces basales courtes et d'une longue lame qui est pourvue d'une gouttière en face de la gouttière mandibulaire. Des rainures raccordent, sur les côtés, mandibules et maxilles. Les parois de la maxille sont assez minces et réunies par un muscle transverse ; les contractions de ce muscle et les mouvements de va-et-vient de la maxille contre la mandibule pompent les liquides de la proie (fig. 33).

### Le camouflage.

Parmi les larves carnassières, il en est qui, se déplaçant lentement ou restant immobiles, à l'affût, sont recouvertes de débris de poussière, de

Source : MNHN, Paris

cadavres de leurs proies, etc., qui les masquent. Ces débris sont fixés sur des poils crochus ou épineux qui sont particulièrement développés chez les larves de *Gomphidae* et de certains *Libellulidae*. D'autres larves, appartenant aux Névroptères, circulent sur les branches, à la recherche de pucerons, sous une couverture de dépouilles (fig. 34). Il en est de même des larves de Syrphides aphidophages.

**Les pièges.**

Beaucoup de larves carnassières ne poursuivent pas leurs proies activement ; pas davantage elles ne les attendent à l'affût, sous un quelconque camouflage ; elles se construisent de véritables pièges.

Les plus simples correspondent à des sortes de fosses-aux-ours, tels que ceux qu'emploient les Fourmis-Lions et les Cicindèles.

Les entonnoirs des Fourmis-Lions (fig. 35) sont connus de tous : creusés dans le sable, souvent à l'abri d'un rocher ou d'une touffe d'herbe, ils ont

FIG. 35. — Larve de Fourmi-Lion au fond de son terrier (à gauche), attitude d'expectative de cette larve (à droite) (d'après DOFLEIN).

la forme de cônes renversés, évasés, à parois assez abruptes. A première vue rien ne décèle la présence d'un animal. Mais qu'un Insecte tombe au fond du puits, brusquement le sable s'agitera et la victime, happée, sera entraînée dans les profondeurs. Une fois vidée, sa dépouille est rejetée hors du terrier. L'habitant de ce piège a un aspect caractéristique (fig. 55), avec une large tête aplatie, capable de détentes violentes, de longues mandibules et un court abdomen renflé ; sortie de son abri et placée à la surface du sol, la larve tente aussitôt de s'enfoncer de nouveau, l'arrière du corps en premier. Recherchant les positions abritées du vent et de la pluie, les Fourmis-Lions ont souvent des terriers groupés en petites agglomérations dans les endroits favorables ; peu d'Insectes circulant autour des puits peuvent éviter alors d'y tomber. Mais les stations choisies ne sont pas toujours très favorables à la chasse, témoin, d'après GRASSÉ, le sol d'une vieille cabane, qui se trouvait littéralement criblé d'entonnoirs habités.

Le Fourmi-Lion a été l'objet d'une étude détaillée qui a considérablement éclairci le problème de son comportement (1). L'auteur a fait ressortir combien ce comportement se réduisait à un petit nombre de réflexes simples.

1. F. DOFLEIN, Der Ameisenlöwe. Jena, *Fischer*, 1916, 138 p., 10 pl., 43 fig.

Source : MNHN, Paris

Ces larves sont positivement phototropes, trés sensibles au thigmotactisme ; elles auraient un sens gustatif, localisé aux antennes, et un sens thermique. Leur existence comporte trois mouvements complexes : l'enfouissement, le rejet des déblais aboutissant à la formation de l'entonnoir et la capture des proies. L'enfouissement est obtenu, sous l'effet d'une excitation des poils tactiles de la face sternale de l'abdomen, par des contractions de l'extrémité de l'abdomen se produisant souvent en série. Le rejet est dû, sous l'effet d'une excitation locale de la face tergale, à une brusque contraction des muscles dorsaux longitudinaux ; la structure particulière des articulations céphaliques et thoraciques donne une très grande ampleur aux mouvements de la tête. La capture des proies par fermeture brusque des mandibules peut être déclenchée par une excitation des pièces buccales ou de la région antérieure de la tête ; plus souvent elle suit simplement le réflexe de rejet, sans excitation particulière.

FIG. 36. — Larve de *Cicindela campestris* L. (d'après PAULIAN).

La fabrication du piège se fait de la manière suivante : placé sur du sable, le Fourmi-Lion s'y enterre en s'enfonçant par l'arrière de l'abdomen. Une fois à peu prés caché, il incline la tête vers l'avant et l'engage dans le sable ; le contact des grains sur le dos de sa tête provoque le réflexe de rejet ; généralement est ainsi déclenchée une série rapide de contractions. Le creusement de l'entonnoir représente un travail considérable : une larve de 10 mm. de long, pesant 22 mg., a ainsi rejeté à une dizaine de centimètres des graviers pouvant peser jusqu'à 43 mmg., soit deux fois son poids.

Une fois le piège creusé, la larve s'y immobilise, le corps enfoui presque horizontalement, les mandibules seules pointant verticalement au fond du trou. DOFLEIN fait remarquer que cette attitude, dite de « préparation » (Bereitschaftsstellung), se réalise en dehors de l'entonnoir si la larve est légèrement excitée. Dans son entonnoir la larve prend cette attitude lorsque le temps est chaud et lumineux ; si, alors qu'elle est enfouie, elle a une autre attitude, la moindre excitation provoque la prise de position.

L'analyse de DOFLEIN, tout en aidant à comprendre l'industrie de l'Insecte, paraît cependant un peu simpliste.

Les larves de Diptères *Rhagionidae*, du genre *Vermileo*, présentent une industrie en tous points comparable à celle des Myrméléonides, mais dont le détail n'a pas été analysé.

Source : MNHN, Paris

Les larves de Cicindèles n'ont pas été étudiées d'aussi près quant à leur comportement, mais leurs constructions sont assez bien connues, et elles sont souvent complexes.

Dans leur forme la plus simple, ce sont des puits verticaux ou obliques, terminés au fond par un léger élargissement courbé. La larve peut fermer l'orifice supérieur en y plaçant sa tête, aplatie et très sclérifiée ; les ocelles affleurent la surface, tandis que la larve est maintenue en place par ses six courtes pattes épineuses et ses crochets dorsaux (fig. 36). Qu'une proie vienne à passer à portée ou s'engage sur ce plancher mouvant, aussitôt la larve s'enfonce, entraînant avec elle sa victime qu'elle dévorera dans son logis souterrain. Ce dispositif élémentaire se complique souvent. La larve de

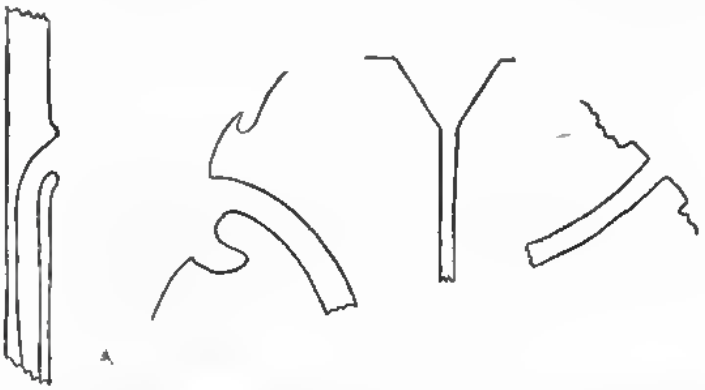


FIG. 37. — Terriers de Cicindèles (d'après HORN). — De gauche à droite : *Collyris* dans une branche d'arbre ; *Cicindela hybrida* L., avec fosse antérieure ; *Cicindela lepida* Boh., à ouverture en entonnoir ; *Cicindela purpurea limbalis* Kl., à orifice à flanc de coteau.

*Cicindela hybrida* L., qui établit son terrier, obliquement, au flanc des talus, creuse une petite cuvette devant l'entrée. LESNE, qui a découvert ce dispositif, croyait qu'il devait s'interpréter comme un système de protection contre les inondations. Mais les terriers d'autres Cicindèles ont des structures qui ne permettent pas de conserver cette manière de voir. Chez la *Cicindela maritima* Latr., le terrier, en puits vertical, s'ouvre au centre d'une vaste fosse qui, lorsqu'il pleut, fonctionne à la manière d'un pluviomètre et rassemble un gros volume d'eau. Chez d'autres espèces, exotiques, le terrier ne débouche plus au fond, mais sur le côté d'une large fosse de forme variable. La larve peut ainsi plonger sur les animaux qui tombent dans son piège et les attaquer d'au-dessus. Tous les modèles de terriers à ouverture élargie paraissent répondre au principe d'une surface d'action accrue du piège. Signalons enfin les terriers creusés dans une branche d'arbre (fig. 37).

Ces pièges ne supposent pas de sécrétion particulière. Chez les Trichoptères, au contraire, les pièges sont édifiés en soie rejetée par la larve. Les larves aquatiques de ce groupe construisent souvent de véritables filets. Parfois, comme dans le cas décrit par GUNNAR, le filet est réduit à un enchevêtrement

Source : MNHN, Paris

de fils au centre duquel vit la larve ; les animalcules nageurs viennent se prendre dans ce vaste réseau, comme les écrevisses dans un fagot (fig. 38).

D'autres filets plus perfectionnés sont employés par les larves qui vivent dans les eaux courantes.

Les *Holocentropus* et les *Neureclipsis*, qui ne recherchent que des eaux à courant moyen, tissent un entonnoir à très longue tige, disposé l'ouverture face au courant. L'ensemble est rattaché par quelques fils aux tiges aquatiques ou aux rochers. L'eau filtre au travers et la larve, embusquée au fond de son bâti, capture les animalcules qui viennent échouer sur les mailles du filet. L'appareil fonctionne comme un filet à plancton (fig. 39, 40).

Le dispositif employé par les *Hydropsyche* est plus compliqué, bien plus

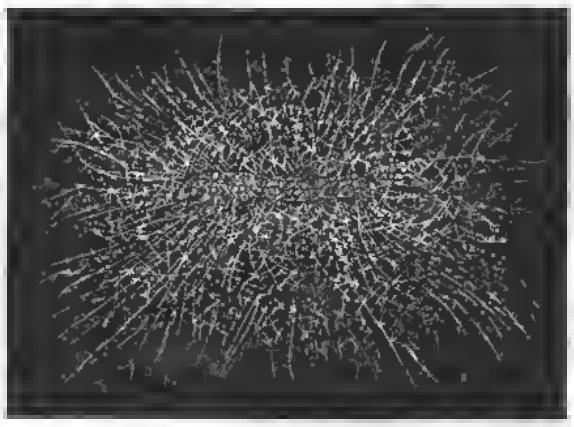


FIG. 38. — Filet de *Neureclipsis* (d'après GUNNAR).

perfectionné et adapté aux eaux à cours très rapide. Ces larves fixent en travers du courant, sur quelque bloc, une large nappe creuse, à peu près circulaire ; la larve vit dans une galerie cylindrique, orientée obliquement par rapport au courant et débouchant à l'un des angles postérieurs du plancher de la grande salle. La galerie larvaire, dont la paroi est de soie, est renforcée par des brindilles de bois et par de petites pierres. Le filet pêcheur fait face à cette galerie et se loge dans l'anticbambre ; il est orienté obliquement par rapport au courant et ne souffre pas, par suite, de la violence du courant. Mais, de toutes manières, il est très robuste (fig. 41, 42) : son cadre est formé de brindilles solidement ajustées et son réseau de mailles rectangulaires, dont les dimensions se réduisent vers le centre ; des nœuds renforcés le consolident encore. L'eau s'engouffre dans le piège par l'ouverture béante antérieure ; une partie ressort comme elle est entrée, en refluant ; mais une partie est filtrée sur le filet. La larve n'a plus qu'à sortir de sa retraite pour cueillir sur la toile les proies qui s'y sont embrouillées. La

Source : MNHN, Paris

position de la larve dans son piège est déterminée par le thigmotactisme.

D'autre part, selon les espèces, le filet s'accompagne, ou non, de matériaux accessoires. Ceux-ci sont récoltés par la larve, souvent à une distance considérable de son dispositif, ce qui implique l'existence d'un choix (1).

On a parfois considéré que les larves du Diptère Fungivoride *Polylepla leptogaster* Wim. fabriquaient des filets-pièges. En réalité ces larves filent au ras du sol des grottes, entre les aspérités, une toile très lâche, parcourue par un gros fil visqueux, et elles circulent sur ce fil. ENSLIN, qui leur attribuait

FIG. 39. — Filet de *Neureclipsis bimaculata* L. (d'après LESTAGE).

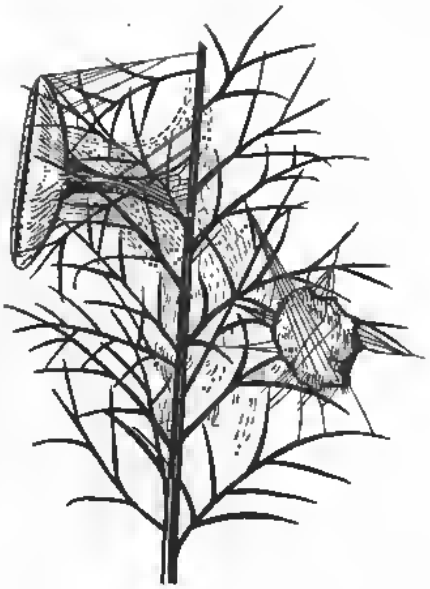


FIG. 40. — Filet d'*Holocentropus dubius* Ramb. (d'après LESTAGE).

un régime carnassier, supposait que leurs proies s'y emmêleraient. Mais, d'après JEANNEL, le Diptère utiliserait plutôt sa toile comme un isolant, l'écartant des coulées du guano déliquescent qui recouvre le sol. En somme ce rôle serait comparable à celui du fil de sécurité de maintes Chenilles (2). Cependant des recherches récentes ont établi que le réseau était toxique pour les petits Invertébrés ; en particulier, les gouttelettes localisées aux nœuds ont un pH de 1,8 et renferment de l'acide oxalique à une concentration de N/30 ; il n'existe pas de diastase protéolysante dans le liquide clair des gouttelettes (3).

1. Ch. H. MARTIN, Recherches écologiques sur la faune aquatique de la région d'Etampes (S.-et-O.). *Dipl. Et. sup. (Zool.)*, Paris, 1944.

2. R. JEANNEL, Les fossiles vivants des cavernes. Paris, *Gallimard*, 1944, 322 p., 120 fig., 12 pl.

3. G. H. MANSBRIDGE, On the biology of some *Ceroplatinae* and *Macrocerinae* (Dipt. Mycetophilidae). *Trans. R. ent. Soc. London*, 1933, p. 75-92, 15 fig.

Source : MNHN, Paris

Chez le *Bolitophila luminosa* Hutton, la larve paraît bien se nourrir des petits Insectes englués dans les traînées de mucus formant un réseau dans lequel elle circule (1).

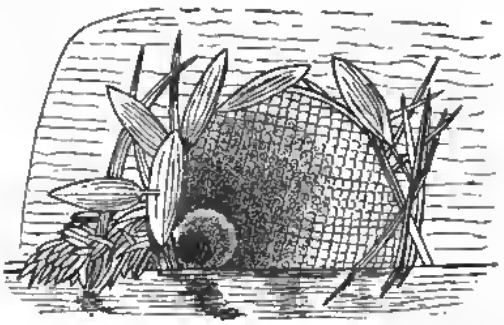


FIG. 41. — Filet d'*Hydropsyche angustipennis* Curt., une pièce isolée (d'après LESTAGE).

**Les dispositifs de nettoyage.**

Les larves prédatrices passent une grande partie de leur temps à se nettoyer les antennes, les maxilles et la tête. On croirait, à les voir opérer, que le maintien en parfait état de propreté des sensorii portés par leurs appendices céphaliques est essentiel à leur existence. Pourtant cette attitude n'est pas absolument caractéristique des carnassiers, car, chez les Hétéroptères et certaines chenilles, les tibias antérieurs portent, au milieu de leur face interne, un pinceau d'épines fonctionnant comme un peigne (2). Mais ce sont chez les formes carnassières que les dispositifs de nettoyage sont le plus développés. On en connaît deux types :

FIG. 42. — Filet d'*Hydropsyche angustipennis* Curt., quatre éléments accolés (d'après LESTAGE).

Chez les Staphylinides et les Odonates, les tibias antérieurs, et parfois la base des tarses, portent un certain nombre d'épines spécialisées. Ces épines peuvent être simples et disposées en une série oblique ou transverse, serrée, comme elles le sont chez les *Xantholinini* (fig. 44). Le plus souvent

1. G. V. HUDSON, The « New-Zealand Glow-worm » *Bolitophila* (*Arachnocampa*) *luminosa* ; summary of observations. *Ann. Mag. nat. Hist.*, (9) XVII, 1926, p. 228-235, 1 pl.
2. R. PAULIAN, Les premiers états de *Sciaoris umbrinus* Wulf. *L'Entomologiste*, II, 1946.

Source : MNHN, Paris

elles sont bifides et placées en ligne ou disposées sur toute la surface interne du tibia. Chez les Odonates, les épines sont tantôt courtes et épaisses, tri- ou quadridentées à l'apex, tantôt, chez les Zygoptères, grêles et finement plumeuses (fig. 45).

Chez les Cantharides, les vésicules anales exsertiles, couvertes d'un fin revêtement de petits crochets serrés (fig. 43), balaient souvent l'avant-corps ; on retrouve ce dispositif chez diverses chenilles.

CALVERT, en décrivant l'appareil de nettoyage des larves d'Anisoptères, l'interprétait comme un dispositif assurant l'adhésion sur les plantes aquatiques, un antidérapant. Les épines plumeuses des Zygoptères ne peuvent

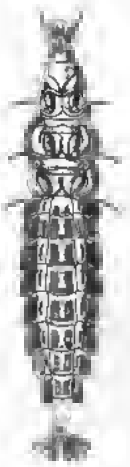


FIG. 43. — Larve de Malacoderme, vue par la face sternale, à vésicules anales exsertiles.

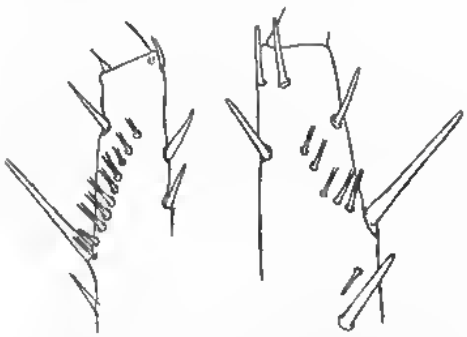


FIG. 44. — Appareil de nettoyage des larves de *Quedius*, sur les tibias antérieurs (d'après PAULIAN).

certainement pas jouer ce rôle. Mais les brosses anales des Cantharides servent à fixer les larves pendant la marche, et elles se rattachent à des brosses analogues des larves de *Quedius* ou de Carabiques, qui interviennent aussi dans la fixation ; signalons aussi les vésicules à quatre gros crochets de nombreuses larves d'Aléochariens. Ainsi l'appareil de nettoyage a souvent un double rôle : nettoyage proprement dit et accrochage.

### Physiologie sensorielle.

La physiologie sensorielle des larves prédatrices n'a guère été étudiée et on en est souvent réduit à interpréter des structures morphologiques en termes physiologiques. Pour la plupart de ces formes, la vue ne joue qu'un rôle très faible. Nous avons bien décrit la concentration des ocelles qui se réalise chez les types prédateurs dans les différentes séries de *Staphylinoidea*. WESENBERG-LUND a donné une série de schémas indiquant com-

Source . MNHN, Paris

ment les yeux des larves de Trichoptères se déplacent vers l'avant de la tête lorsqu'on passe de formes phytophages à des formes carnassières. L'observation de larves carnassières de *Nebria* ou de *Philonthus* prouve que la vue joue un certain rôle dans leur comportement. Mais, dans l'ensemble, la capture des proies est commandée par des réflexes olfactifs et, chez les larves de Fourmi-Lion, par des réflexes tactiles. L'extraordinaire développement des antennes chez les *Steninae*, les Hydrocanthares et les Névroptères, la multiplication de leurs articles, leur migration vers l'avant de la tête, tendent à démontrer l'importance du rôle de ces organes dans la physiologie sensorielle des prédateurs.

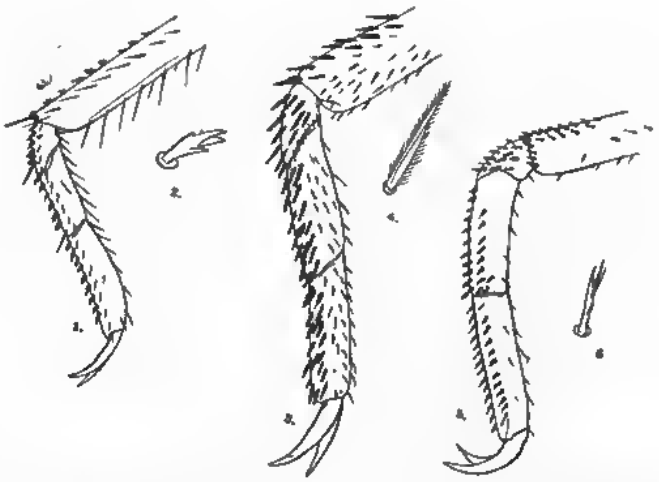


FIG. 45. — Appareil de nettoyage des larves d'Odonates, avec le détail des soies. 1, 2, 5 et 6. Anisoptères ; 3 et 4. Zygoptère (d'après PAULIAN).

Il est à noter, en la matière, que des larves dont toute la structure paraît modifiée dans le sens d'un prédatisme hautement spécialisé, montrent pourtant un certain éclectisme dans leur régime. C'est le cas, par exemple, pour les larves de divers Névroptères Chrysopides qui, d'après RABAUD et SMITH, pourraient puiser des liquides dans les tissus végétaux. Cependant il s'agirait peut-être plus là d'une recherche d'eau que d'une prise de nourriture.

Il est cependant un groupe où la vue joue un rôle de premier plan dans le repérage et la capture des proies : ce sont les larves d'Odonates ; et c'est justement chez elles que la physiologie sensorielle a été le mieux étudiée. On a pu constater que les larves « suivent des yeux » leurs proies, dont elles perçoivent les mouvements à une quinzaine de centimètres de distance. Leurs yeux leur donnent une vision binoculaire, avec un certain sens de la perspective, car, lorsqu'on les éborgne, elles n'apprécient plus les distances avec précision. Cependant, elles apprécient plus les mouvements que les

Source : MNHN, Paris

formes, quoiqu'elles voient certainement les couleurs et les formes (1). D'autre part, leur vision est assez précise pour leur permettre de situer exactement, et cela malgré la réfraction, des proies placées à quelques millimètres au-dessus de la surface de l'eau. L'importance de la vue pour ces larves ressort aussi des expériences d'Abbott sur *Anax junius*. Cet Insecte distinguerait les objets par la taille et par la forme, mais ne montrerait aucune réaction à des excitants chimiques tels qu'une bouillie d'Insectes écrasés (2).

### Les larves nécrophages.

Les larves carnivores ne se nourrissent pas toutes de proies vivantes ou fraîchement tuées ; nombre de formes sont inféodées à la chair morte et plus ou moins putréfiée. Il suffit d'examiner un cadavre de petit Mammifère, pour y trouver des asticots de Diptères et des larves de Silphides qui se nourrissent de la chair décomposée. Actuellement, les limites entre formes nécrophages et formes carnivores sont très mal connues ; la distinction entre les deux groupes met en jeu des facteurs que nous ne connaissons pas encore. Deux exemples feront mieux comprendre les choses. Ainsi il existe toute une série de larves d'Élatérides fréquentant le bois décomposé, qui, au moins à la fin de leur développement, ont besoin de nourriture d'origine animale. Ces larves se rencontrent constamment associées à une espèce donnée de proie, au moins dans les limites d'une région connue. D'après Iablokoff, qui a minutieusement observé, à Fontainebleau, ces Insectes dans la nature (3), ils s'attaqueraient à cette proie pour la dévorer, à la fin de leur vie larvaire.

Remarquons que les différences dans les proies, signalées pour une même espèce dans des régions différentes, prouveraient que le lien entre le chasseur et le chassé, indirect, s'établit par l'intermédiaire des conditions physiques du milieu. Mais une observation de Schaerffenberg vient tout remettre en cause ; en captivité, en effet, certaines de ces espèces n'attaquent jamais de proies vivantes, mais se nourrissent uniquement de cadavres. Parfois, du reste, elles limitent leur choix à un tout petit nombre d'espèces (4).

D'autre part, les larves du Cléride *Necrobia rufipes* Deg. recherchent aussi bien les débris animaux que les amas de larves vivantes de *Piophila casei* L. Or les essais comparatifs ont montré que la croissance des larves du Coléoptère est bien plus rapide lorsqu'elles se nourrissent de larves vivantes que lorsqu'elles consomment des débris morts.

Quoi qu'il en soit de la distinction entre nécrophages et carnivores, il n'en

1. Les essais de Baldus et de Piéron ont donné des résultats contradictoires, mais nous avons obtenu quelques succès au cours d'essais sur *Aeschna cyanea*.

2. K. Baldus, Experimentelle Untersuchungen über die Entfernungslokalisation bei Libellen. *Naturwiss.*, XXXVI, 1924, p. 725. — C. E. Abbott, The relative importance of vision and the chemical sense in *Anax* larvae. *Psyche*, XXXII, 1925, p. 315-318.

3. A. Kb. Iablokoff, Etbologie de quelques Elatérides du massif de Fontainebleau. *Mém. Mus. Hist. nat.*, XVIII, 1943, p. 81-160, fig., 9 pl.

4. B. Schaerffenberg, Necrophage Elateridenlarven. *Zool. Anz.*, CXXV, 1939, p. 335.

Source : MNHN, Paris

reste pas moins que maintes espèces se nourrissent aux dépens des cadavres. Ces larves appartiennent en général à des groupes dont les représentants recherchent aussi les débris végétaux plus ou moins décomposés. Selon le degré de décomposition du cadavre, la faune larvaire est constituée par des formes différentes. Sur un cadavre frais, ce sont des larves de Diptères Muscides et parfois de Carabiques et de Staphylins, attirés surtout par les asticots, mais qui, à l'occasion, s'attaquent aussi à la chair morte ; puis viennent les larves de Silphides ; lorsque le cadavre est plus desséché, les tendons et la peau sont consommés par des larves de *Dermestes* ; enfin poils et os sont attaqués par les larves de *Trox* et diverses chenilles de Ti-

FIG. 46. — Soies composées de Staphylinides (d'après PAULIAN).

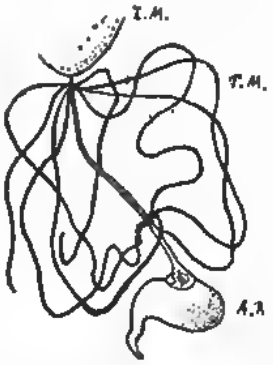



FIG. 47. — Région moyenne du tube digestif de *Myrmeleo formicarius* L. (d'après LOZINSKI). *I. M.*, Intestin moyen ; *T. M.*, tubes de Malpighi ; *A.R.*, ampoule rectale.

néides. Ces mêmes consommateurs : Dermestides et Tinéides, s'attaquent aussi bien aux peaux et aux laines, séparées de leurs cadavres, qu'à ceux-ci.

Les larves de Diptères nécrophages provoquent la décomposition des cadavres auxquels elles s'attaquent, dans un cercle assez étendu autour d'elles. Cette action paraît tenir à la dispersion de Bactéries par les crochets des larves ; celles-ci n'utilisent alors pour leur nutrition que ces produits de première décomposition.

### Structure du tube digestif.

Divers auteurs, et surtout LENGERKEN, ont comparé la longueur du tube digestif de formes parentes, phytophages et prédatrices. Les secondes ont toujours un tube digestif nettement plus court que les premières. Mais ces modifications, qu'accompagnent aussi des transformations dans les glandes accessoires, sont relativement peu importantes. Il en va tout autrement de la structure générale du tube digestif des larves de Névroptères. Chez celles-ci, qui sont toutes prédatrices et qui pratiquent régulièrement la digestion extra-orale, le tube digestif est largement interrompu entre

Source : MNHN, Paris

intestin moyen et intestin postérieur (fig. 47). La continuité n'est assurée que pour l'élimination des liquides qui passent par les tubes de Malpighi, dont l'extrémité normalement libre vient s'enfoncer dans la membrane de revêtement de la portion postérieure, proctodéale, de l'intestin.

**Les larves hématophages.**

Parmi les larves prédatrices, une place à part est occupée par les larves qui se nourrissent de sang. Il est, parmi les Diptères, un certain nombre de formes, à vie libre, qui ne consomment que du sang des Vertébrés. C'est le cas, par exemple, pour divers Tabanides. L'éthologie de ces larves — il en est qui, dans les régions tropicales, s'attaquent à l'homme endormi dans les cases, d'autres sont les hôtes des nids d'Oiseaux — ne présente pas de caractères particuliers. Leur physiologie doit être plus spécialisée, avec la sécrétion d'une substance anticoagulante du sang, et un mode de fixation particulier du fer hémoglobinique, mais elle n'a pas été étudiée et peut se confondre sans doute avec celle des larves parasites qui se nourrissent aussi de sang.

Source : MNHN, Paris

# VI. — LES LARVES PARASITES (1)

Il est assez difficile de donner une définition à la fois précise et exacte du parasitisme. On peut cependant ranger parmi les parasites tous les êtres qui se développent aux dépens d'un autre organisme vivant. Une catégorie spéciale, le cleptoparasitisme, correspond à l'utilisation des réserves accumulées par un autre être vivant. Mais il existe tous les intermédiaires entre la vie libre et la vie parasitaire et il est souvent impossible de classer avec certitude les diverses catégories biologiques.

### Le passage de l'indifférence au commensalisme.

Beaucoup de larves d'Insectes ont un régime alimentaire très large ou une large tolérance quant aux milieux physiques où elles vivent ; mais, même en ce cas, on peut parfois déceler chez elles des préférences écologiques qui limitent en général leur dispersion et qui annoncent des spécialisations plus étroites. Ainsi les larves de *Trox* s'attaquent aux matières organiques les plus variées : cadavres, excréments, vieilles étoffes, vieux cordages, etc. Or une espèce indo-malaise : *Trox costatus* Widd., qui se rencontre normalement en surface dans des débris divers, a trouvé dans le guano de Chauve-souris une nourriture tellement estimée que, dans le Sud de Célèbes, elle vit en très grand nombre dans les grottes à guano, tandis qu'elle est rare à l'extérieur. Le fait n'est pas isolé, car d'autres *Trox* de la même région et d'Afrique tropicale recherchent les arbres creux où gîtent les grandes Roussettes frugivores, tout en se rencontrant parfois aussi au dehors. On passe de la sorte, insensiblement, au régime étroitement spécialisé du *Trox Perrisi* Fairm. de nos forêts, qui n'habite que dans les nids d'Oiseaux. Dans ce cas l'établissement du commensalisme est dû au régime alimentaire.

Le même facteur commande aussi la répartition de Lépidoptères comme l'*Epizeuxis americalis*, si commun dans les terriers de la Tortue *Gopherus polyphemus*, en Floride. Beaucoup de Tinéides exploitent les déjections de Vertébrés, celui-ci s'est spécialisé aux excréments d'une espèce : cependant on l'a aussi signalé des fourmilières. Un Oecophoride : *Neososynoeca scatophaga* Turn. ronge les excréments, dans le terrier d'un Perroquet australien.

D'autres fois un facteur physique vient s'ajouter au facteur alimentaire pour établir le commensalisme. Ainsi en est-il du *Microglotta nidicola* Fairm. qui est sans doute attiré dans les nids d'Hirondelles des rivages par l'odeur des excréments, mais qui, surtout, ne peut se développer sans le supplément

1. P. P. Grassé, Parasites et parasitisme. Paris, *Colin*, 1935.

Source : MNHN, Paris

de chaleur qu'il trouve dans ces nids. De même, d'après MARIÉ, les commensaux des Marmottes des Alpes ne peuvent vivre à la température extérieure, aux altitudes où se trouvent les terriers.

L'abri peut aussi être fourni par la dépouille de l'hôte ; ainsi les Chironomides *Glyptotendipes* se logent principalement dans les coquilles mortes.

Lorsque les formes pholéophiles sont très spécialisées, on peut aisément se demander d'où elles proviennent et comment elles atteignent leur habitat. Une réponse à cette question n'a été obtenue que dans le cas du *Neososynoeca*

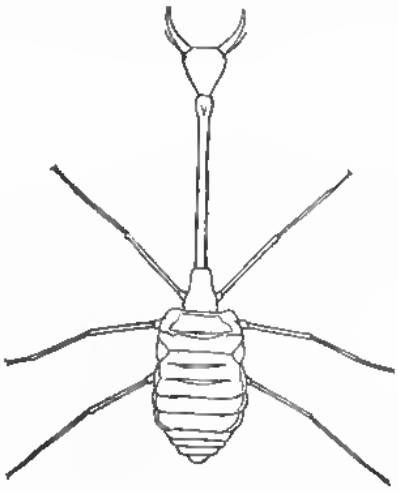


FIG. 48. — Larve de *Pterocroce Storeyi* With. (d'après ELTRINGHAM).

*scalophaga* Turn. déjà cité. Ce Tinéide doit vivre normalement dans les termitières ; au moment de l'incubation des *Psepholus* qui viennent nicher dans des cavités externes de la termitière, les papillons qui ont pu passer dans le nid y pondent. Le cycle est accordé à celui de l'hôte, de sorte que les Papillons adultes quittent le nid en même temps que les jeunes Oiseaux (1).

### Le passage du commensalisme au parasitisme.

Beaucoup de larves, au lieu d'accompagner simplement un autre être vivant et de se développer aux dépens de ses excrétions, vivent plus étroitement unis à lui.

Sous sa forme la plus simple, le commensalisme débute par la coexistence de plusieurs larves de même espèce dans un espace limité : c'est le cas des « larves grégaires » (p. 80) ; mais il se complique presque toujours par la réalisation de couples d'espèces différentes. Tantôt la larve est le logeur d'un série d'autres Insectes, tantôt elle est l'hôte d'un autre organisme.

1. D. F. THOMSON, Some adaptations for the disposal of faeces. The hygiene of the Nest in australian Birds. *Proc. zool. Soc. London*, 1934, p. 701-707, 3 pl.

Source : MNHN, Paris

Un bon exemple du premier cas est fourni par les larves de Cicindèles dont le terrier abrite des Saprins rongeurs de débris organiques.

Un des exemples les plus nets d'association du second type a été décrit par TONNOIR. Cet auteur a découvert en Nouvelle-Zélande un Chironomide,

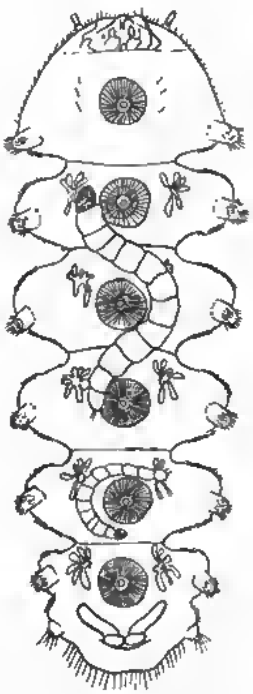


FIG. 49. — Larves de *Dactylocladius commensalis* Tonn. sur *Neocurupira Hudsoni* Lamb. (d'après TONNOIR).

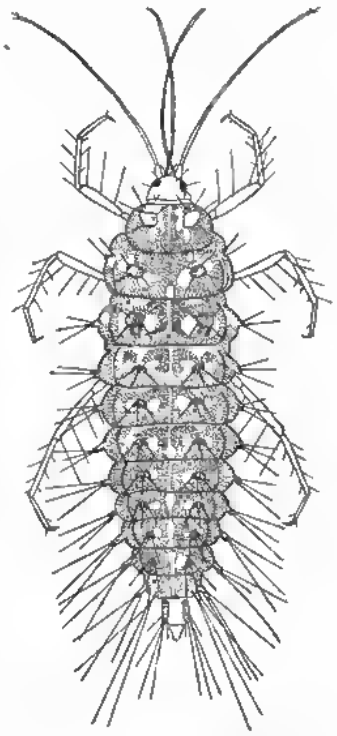


FIG. 50. — Larve de *Sisyra fuscata* F. (d'après LESTAGE).

constamment associé à une larve de Blépharocéride. Larves et nymphes de ce *Dactylocladius commensalis* Tonn. se tiennent toujours sous le corps du *Neocurupira Hudsoni* Lamb. Tout en paraissant absolument inoffensif pour son hôte, le Chironomide doit avoir un cycle étroitement accordé sur le sien, car sa nymphose a lieu en place (fig. 49). Ceci explique peut-être que, même dans les stations, nombreuses, où le *Neocurupira* est associé à d'autres espèces analogues de Blépharocérides, il est seul porteur du *Dactylocladius* (1).

Les relations entre les chenilles de Pyrales, qui se tiennent entre les tuber-

1. A. TONNOIR, Le cycle évolutif de *Dactylocladius commensalis* n. sp. Chironomide à larve commensale d'une larve de Blépharocéride. *Ann. Biol. lacustre*, XI, 1922, p. 279-291, 21 fig.



Source : MNHN, Paris

cules épineux des chenilles de Saturnides, et leur hôte, sont du même ordre (1).

Un commensalisme du même genre est présenté par divers Coléoptères dont les larves sont commensales de Vertébrés : par exemple le *Platypsyllus castoris* Rits. sur les Castors, le *Silphopsyllus desmanae* Ols. sur le Desman et l'*Amblyopinus Gahani* Fauv. sur des Souris d'Amérique du Sud. La fourrure des *Bradypus* abrite aussi la chenille de Lépidoptères Tinéides, *Brachypodicola Hahneli* Spul., *Bradypophila*, *Cryptoses choelepi*.

Parmi les larves commensales, on peut aussi ranger les larves aquatiques de *Sisyra* (fig. 50) qui se développent dans les Spongilles et les colonies de Bryozoaires. Carnassières, ces larves dévorent les petites proies amenées dans leur hôte par le courant d'eau qu'il établit pour se nourrir lui-même. Les Spongilles hébergent aussi — mais le lien qui les unit est peut-être plus lâche — tant aux Indes qu'en Europe, les larves de divers Chironomides, comme *Chironomus xenolabis* Kieff. Ceux-ci vivent dans des tubes spéciaux dont la substance est sécrétée par leurs glandes salivaires. Le fait qu'ils se rencontrent dans des squelettes d'Éponges montre bien que l'association est assez libre ; au reste, des espèces voisines, sinon identiques, vivent dans les toisons d'Hydraires et de Bryozoaires. Cependant leur tube digestif est parfois bourré de spicules d'Éponges. Enfin ANNANDALE a cité, tout à fait incidemment, une larve de Coléoptère récoltée aussi dans les Spongilles, aux Indes ; d'après son dessin, il ne peut s'agir que d'une larve nue de Trichoptère (2).

Il existe des cas de commensalisme plus complexes : le Chloropide *Lasiosina cinctipes* Meig. attaque les fleurs de l'épi de Graminées dont la tige est creusée par les larves de *Chlorops pumilionis*.

Parfois l'hôte et le commensal sont tous deux des larves, et le commensal se borne à utiliser la construction de son hôte. Ainsi vivent, dans les galeries du Cossus ronge-bois, les larves de Staphylinides saprophages ; les galeries des *Cerambyx* sont exploitées par le *Camptorrhinus statua*. Beaucoup de Curculionides ont des larves qui se développent dans les galles de *Phylloxera*, de Cécidongides ou de Tenthrèdes. Les nids des chenilles africaines, du genre *Anapha*, hébergent les chenilles du Phycitine *Zophodiopsis hyaenella* Front. Du même ordre encore est l'association des larves du Dermestide *Tiresias* et des Araignées dont il fréquente les toiles. Malgré leurs propriétés engluantes, ces toiles peuvent abriter divers Insectes, car les chenilles de *Batrachedra stegodyphobia* fréquentent les nids communs de *Stegodyphus*. Hôte et commensal ont sensiblement même comportement : par temps couvert, l'Araignée et la Chenille se rassemblent à l'intérieur du nid ; par beau temps ils en parcourent le pourtour, l'un rongeant les proies vivantes, l'autre utilisant leurs débris.

1. K. JORDAN, On a pyralid parasitic as larva on spiny saturnian caterpillars, *Nov. Zool.*, XXXIII, 1926, p. 367-370, 9 fig.

2. N. ANNANDALE, Notes on the Freshwater Fauna of India. *Journ. As. Soc. Bengal*, 11, 1906, p. 187-196, 1 pl.

Source : MNHN, Paris

Parmi les Chironomides, le *Camptocladius ephemerae* Kieff. a une larve qui rampe sur le corps de diverses *Ephemera* fouisseuses ; cette larve se nourrit simplement des débris accumulés sur son hôte. La fréquente association de deux espèces d'Ipides relève d'un mécanisme analogue et nous fait passer au prédatisme spécialisé tel que celui de beaucoup d'Histérides, de Clérides, d'Elatérides ou de Cucujides dont les larves parcourent les galeries de larves xylophages : Bostrychides ou Cérambycides, dont ils se nourrissent, du moins pendant une période de leur existence.

Un autre type de commensalisme est fourni par les chenilles de certains Lycénides comme *Lachnocnema bibulus* F., qui se nourrissent de la sécrétion sucrée des glandes à miel de divers Membracides. Ce régime achemine ces Papillons vers le prédatisme exclusif présenté par d'autres espèces de genres voisins qui se nourrissent des Membracides eux-mêmes, ou de Coccides. Ce choix, et le fait que les larves prédatrices de la famille paraissent souvent rechercher soit des Champignons, soit des Lichens, riches en sucres, indiquent que c'est sans doute le sucre qui constitue l'élément attractif commun, à l'origine, à ces régimes si dissemblables (1) ; pourtant Balduff paraît disposé à invoquer plutôt une similitude de texture et de taille des éléments ingérés, Les Lycènes paraissent du reste avoir un choix d'aliments très éclectique, ainsi *Lycaena Alcon* Schiff. et quelques autres espèces européennes, phytophages dans leur premier stade, deviennent par la suite prédatrices de larves de *Myrmica*, etc., dans les nids desquels elles se réfugient en prenant de l'âge. D'après Frohawk, les larves de *Lycaena Arion* L., qui sont phytophages au premier stade, montrent à ce moment une tendance marquée au cannibalisme, mais cette tendance disparaît dès que le régime myrmécophage s'instaure. D'autres Lycénides continuent à ronger les végétaux pendant la journée ; mais, doués de glandes particulières, ils rentrent, le soir, dans les fourmilières qui ne paraissent plus constituer qu'un abri.

Du reste, même chez *Lachnocnema bibulus* F., l'éthologie peut être variable ; selon les cas les larves se bornent à traire des Homoptères, ou, cueillies très jeunes par des Fourmis, elles sont transportées dans la fourmilière et se développent en inquilins.

Un type d'association absolument différent nous est donné, lorsque deux larves, attirées par un même milieu, deviennent secondairement parasites l'une de l'autre. A dire vrai, c'est un peu ce qui se produit pour les xylophages déjà cités, mais le cas prend une netteté particulière chez les Diptères. Ainsi le *Chortophila brassicae* Bouché est attiré sur les trognons de Choux par l'odeur d'alcool qui se dégage de leur fermentation ; il y établit ses larves. Un Aléocharien, répondant à la même attraction, s'y installe aussi. Les larves des Aléochariens sont, normalement, des saprophages ou des prédateurs eury-

1. T. H. E. Jackson, The early stages of some african *Lycaenidae* (Lepidoptera) with an account of the larval habits. *Trans. ent. Soc. London*, 1937, p. 210-238. — C. Cripps et T. H. E. Jackson, The life history of *Lachnocnema bibulus* (Fabr.) in Kenya (Lepidoptera Lycaenidae). *Trans. R. ent. Soc. London*, XC, 1940, p. 449-453.

Source : MNHN, Paris

phages, mais la cocxistence de ces deux organismes sur un espace restreint paraît avoir modifié les mœurs du Staphylin : ses larves sont des parasites stricts du Diptère ; elles en percent le puparium et se nourrissent aux dépens de la pupe, en ne la vidant que très progressivement.

Un exemple beaucoup plus démonstratif encore, car il est nécessairement de formation toute récente, datant de la période d'extension de l'élevage du Mouton en Australie, nous est donné par quelques espèces de Diptères, en général associées, qui vivent sur les cadavres... et aussi sur les Moutons vivants, en Australie. Miss FULLER a pu établir que, parmi les « blowflies », les Calliphorides, qui causent de si lourdes pertes aux éleveurs australiens, la plupart des espèces se développent d'une façon normale dans les viandes décomposées. Mais les larves des divers Diptères « morticoles » ne jouent pas, toutes, le même rôle. Certaines, comme *Lucilia cuprina* Wied. et *L. sericata* Meig., se nourrissent bien de la chair pourrie, tandis que d'autres, tels *Chrysomyia rufifacies* Macq., y cherchent les asticots d'autres espèces, pour les dévorer. Les espèces du premier groupe ont passé aisément sur les Moutons, s'attaquant à ceux qui portaient des plaies. L'attraction n'a pourtant pas joué d'une façon identique pour les diverses espèces ; des deux *Lucilia*, également abondantes sur les cadavres, la première est infiniment plus fréquente que la seconde sur le Mouton. Quant au *Chrysomyia*, il a sans doute poursuivi les asticots dont il se nourrit jusque dans les plaies du Mouton, mais, arrivé là, il a changé de régime et attaque lui aussi les chairs de son hôte (1).

### Le passage du prédatisme au parasitisme.

On peut opposer prédateur et parasite en ce que le premier tue son hôte pour le manger, ou en le mangeant, tandis que le second mange vivant l'être qui lui fournit sa substance, sans nécessairement le tuer. Le parasitisme est, en somme, la consommation — prudemment réglée (2) — d'un être vivant, par un autre.

Il existe un stade élémentaire de cette « consommation réglée », et c'est celui réalisé chez les animaux à proies paralysées.

Chez les Lampyres et les Driles, par exemple, la larve injecte à sa proie, en l'espèce un Gastéropode presque toujours terrestre, quelques gouttes de salive. L'injection se fait au moyen du mince canal qui parcourt la mandibule ; sous l'effet de cette salive, l'Escargot est paralysé et la larve peut le consommer sans difficultés. La salive paralysante est aussi dotée d'un certain pouvoir digestif et elle dissout progressivement les chairs que l'Insecte n'a plus qu'à boire. Ce traitement particulier de la proie, qui n'est consommée que peu à peu, sans être tuée immédiatement, rappelle le compor-

1. M. E. FULLER, The Insects inhabiting carrion. A study in animal ecology. *Bull. Counc. Sc. Industr. Res. Austr.*, LXXXII, 1934, 62 p., fig., pl.

2. Naturellement sans aucune « intention de prudence » de la part du parasite.

Source : MNHN, Paris

tement des parasites. Tout autant le rappelle une certaine spécialisation. La victime fait l'objet d'un choix : elle doit appartenir à un groupe, voire parfois un genre ou une espèce déterminée. De plus, si l'ensemble d'un groupe attaque presque toujours des organismes parents, il existe des anomalies remarquables. Chez les Malacodermes, alors que l'hôte appartient presque toujours aux Gastéropodes pulmonés, il existe une espèce des Philippines qui exploite constamment un Myriapode.

Chez beaucoup d'Hyménoptères vespiformes solitaires : Sphex, Ammophiles, Eumènes, Cerceris, etc., dont les exploits ont été popularisés par Fabre, Ferton, Berland, pour ne citer que des auteurs français, les larves se nourrissent de proies paralysées par la mère. Selon les groupes, la femelle fournit aux larves, soit une seule proie très volumineuse, soit plusieurs proies de faible taille. Et le choix de la mère porte toujours sur des espèces étroitement apparentées ; tel chasseur de Buprestes ne chasse que des Buprestes, comme le Tachyte manticide ne chassera que des Mantes. Pourtant Fabre a pu montrer que les larves sont beaucoup moins difficiles que leurs parents : elles peuvent se nourrir de proies bien différentes de celles qui leur sont normalement servies. Seulement, placées sur une proie inhabituelle, elles doivent l'attaquer maladroitement, car bientôt la pourriture s'y met. N'ayant plus, alors, à sa disposition, que de la chair décomposée, la larve ne tarde pas à succomber à son tour ; on ne peut la maintenir en vie qu'en renouvelant ses provisions. Ainsi, tout comme les parasites, les prédateurs étonnamment spécialisés que sont les larves mangeuses de proies paralysées pratiquent une consommation prudemment réglée. On ne voit plus très bien, alors, ce qui les sépare de certains ectoparasites.

### Les diverses catégories de parasites.

Les larves de nombreux Insectes sont parasites d'autres organismes. Ces parasites appartiennent surtout aux Diptères et aux Hyménoptères, mais comprennent aussi tous les Strepsiptères, un certain nombre de Coléoptères et quelques Lépidoptères ; on en a observé sur des Mollusques (1), des Crustacés, des Myriapodes, d'autres Insectes, des Arachnides, des Batraciens, des Mammifères et des Oiseaux.

Nous venons de voir que beaucoup de parasites pouvaient rattacher leur origine à des formes spécialisées de prédateurs ou de commensaux. Il existe pourtant une dernière catégorie de parasites dont l'origine est moins aisée à établir. Ils sont, à la vérité, infiniment moins nombreux que ceux qui se rattachent aux autres catégories, mais ce sont eux qui ont le plus souvent retenu l'attention des biologistes. Il s'agit d'organismes qui ne peuvent réaliser leur cycle normal qu'au prix de surprenantes modifications morphologiques et biologiques. Le meilleur exemple en est fourni par les

1. Pour cette catégorie on consultera avec profit le travail de P. Pelseneer. Les parasites des Mollusques et les Mollusques parasites. *Bull. Soc. zool. France*, LIII, 1928, p. 158-189.

Source : MNHN, Paris

Méloïdes dont la larvule grimpe, à jeun, sur les plantes, parfois jusque sur les arbres, se fixe aux Insectes venus butiner, se laisse transporter par eux, pour aboutir, si la chance lui sourit, dans une loge d'Hyménoptère garnie de miel et d'un œuf. Son premier repas s'accompagne d'une mue qui la met à même d'utiliser les réserves accumulées. L'association Coléoptère-Hyménoptère, ainsi réalisée, a une très haute ancienneté, car elle se retrouve identique à elle-même dans toutes les régions peuplées de Méloïdes. La précision nécessaire de ce cycle, son caractère résolument aberrant, rend très difficile son explication en termes d'évolution. Il en est pour lui comme pour l'œil des Céphalopodes ou des Vertébrés : il est trop parfait pour qu'on comprenne comment il a pu débuter ; s'il était imparfait, il ne pourrait être, or il n'a pu être réalisé d'emblée. Les études sur les Trématodes parasites d'Oiseaux de mer, à cycle complexe, ont pourtant montré que de tels cycles invraisemblables pouvaient parfois s'éclairer lorsqu'on remarquait la coexistence des divers éléments du cycle sur un espace restreint, au moins pendant les périodes critiques.

Mais les parasites ne se classent pas seulement d'après l'origine de leur parasitisme, ils appartiennent à des groupes systématiques divers et présentent des rapports morphologiques divers avec leurs hôtes. Avant d'en faire une revue systématique, il faut définir ces rapports.

On peut reconnaître en effet :

1) Des *ectoparasites* ou *épiparasites*, qui vivent fixés sur leur hôte, en dehors de ses téguments. C'est le cas de très nombreux Hyménoptères, de beaucoup de Diptères, des Lépidoptères et de la plupart des Coléoptères.

2) Parmi ces épiparasites il en est qui, tout en vivant sur leur hôte, sont enveloppés dans une gaine protectrice. Cette gaine peut être fournie par l'hôte lui-même, plus souvent elle est sécrétée par le parasite. Des dispositifs de ce genre s'observent chez quelques Coléoptères et chez de nombreux Braconides.

3) Des *endoparasites* qui vivent dans leur hôte. Les uns, comme les larves des Oestrides, utilisent les cavités naturelles et s'abritent dans le tube digestif ; ce sont au vrai, encore des ectoparasites. Les autres s'installent dans le conjonctif ou, lorsque l'hôte est un Insecte, dans le corps adipeux. Cette existence impose souvent au parasite une localisation spéciale près des trachées, localisation sur laquelle nous aurons à revenir. On ne connaît pas de larves d'Insectes qui vivent normalement dans un organe déterminé de leur hôte, comme le font tant de Plathodes, de Nématodes et de Protistes. Tout se passe comme si les tissus de l'hôte s'étaient simplement refermés sur le parasite ; mais le mode d'infestation est en général tout autre que ce que cette situation pourrait laisser supposer.

4) Des *hyperparasites*, que les auteurs belges qualifient souvent d'épiparasites, au risque de les faire confondre avec les ectoparasites. Ce sont des formes qui vivent aux dépens d'autres parasites. Seule leur importance économique, et souvent leur taille minuscule, justifie leur isolement dans

Source : MNHN, Paris

une catégorie spéciale, car ce sont des formes qui, pour le reste, se répartissent normalement dans les autres groupes ; presque tous sont des endoparasites.

**Les divers groupes de parasites. Quelques exemples.**

Nous avons déjà dit que l'on connaissait des larves parasites parmi les Diptères, les Hyménoptères, les Coléoptères, les Lépidoptères et les Strepsiptères. Ces larves vivent dans des organismes très divers. Il est nécessaire d'examiner séparément ces divers groupes.

*Strepsiptères.* — Tous les Strepsiptères ont des larves parasites. Les jeunes larvules, actives, recherchent, qui un Hyménoptère, qui un Orthoptère ou un Thysanoure, qui une larve d'Homoptère ou d'Hétéroptère, et s'y

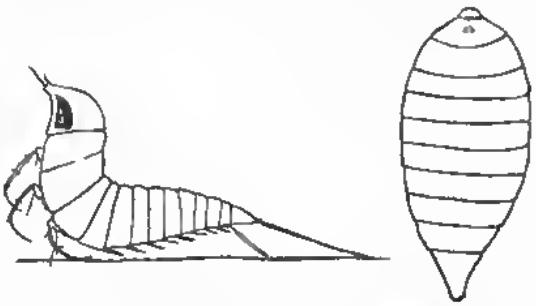


FIG. 51. — Larve I (à gauche) et adulte (à droite) d'*Elenchinus chlorionae* Lindb. (d'après LINDBERG).

enfoncent. Après une mue régressive, la larve se nourrit aux dépens de son hôte ; pendant ce temps elle provoque de sérieuses modifications dans sa structure et en particulier une disparition des caractères sexuels qui font penser à une castration parasitaire. La nymphose a lieu en place et l'imago mâle quitte l'hôte pour chercher les femelles de son espèce. Celles-ci restent constamment engagées dans leur hôte, ne laissant affleurer que l'apex de leur abdomen.

Une des études les plus soignées sur le cycle des Strepsiptères est due à HAKAN LINDBERG, qui a publié en 1939 un travail considérable sur l'*Elenchinus chlorionae* Lindb., parasite des Homoptères du genre *Chloriona* (1). Il a pu observer la naissance des larvules, rejetées vivantes, car les *Elenchinus* sont vivipares, par une ouverture du céphalothorax. L'émission des jeunes dure de six à trente-six heures et porte sur environ quinze cents larvules. Chez d'autres Strepsiptères on a pu observer des naissances pendant une période de quatre-vingt-quinze jours. Les larvules sont très actives ; elles ont de longues pattes munies de très fortes griffes ; leur abdomen est terminé par de longues soies qu'elles emploient à progresser par bonds

1. H. LINDBERG, Der Parasitismus der auf Chloriona-Arten lebenden Strepsiptere *Elenchinus chlorionae*, n. sp. sowie... *Acta Zool. Fennica*, XXII, 1939, p. 1-179, 58 fig.

Source : MNHN, Paris

(fig. 51). Dès qu'elles rencontrent une larve de *Chloriona*, elles s'y accrochent des poils et des pattes et commencent à s'y enfoncer. Mais si elles grimpent indifféremment sur l'abdomen et sur le thorax de leur futur hôte, elles ne s'enfoncent que dans l'abdomen, quitte à se déplacer sur l'hôte jusqu'à ce qu'elles aient trouvé une position convenable. La pénétration complète prend environ une heure. Des essais d'infestation au laboratoire ont montré que l'*Elenchinus chlorionae* Lindb. pouvait parasiter divers Delphacides, à condition que leurs cycles coïncident à peu près avec celui de leur hôte normal. On constate pourtant une certaine spécificité, car il est indifférent aux Jassides.

*Lépidoptères.* — On ne compte que très peu de Lépidoptères que l'on puisse qualifier avec raison de parasites (1). On peut, il est vrai, y ranger, à l'extrême rigueur, quelques Noctuides *Erastriinae*, comme les *Erastria*, *Thalpochares* et *Eublemma*, qui fouissent sous la couverture cireuse ou résineuse des Coccides et se nourrissent de ces Insectes. Ils se recouvrent d'un abri mobile fabriqué avec des débris, où ils se construisent une sorte d'allée couverte, fixe. Mais ce sont plutôt des prédateurs spécialisés. Prédateurs aussi les Tinéides spécialisés aux pontes d'Araignées ou aux sacs ovigères de Psychides, tel *Dicymolomia julianalis* qui se développe aux dépens des *Thyridopteryx*.

Les véritables parasites appartiennent aux Blastobasides, Héliodinides et Épipyropides.

Les Épipyropides vivent sur des Homoptères, principalement des Fulgorides, Delphacides et Cicadellides, exceptionnellement des Cicadides. Fixés sur le dos de leur hôte, sous les ailes, ils consomment ses excrétions liquides ou cireuses. Balduff constate que les jeunes larves de certaines espèces de la famille, comme par exemple *Agamopsyche therodes* Perk., ont un faciès campodéiforme ; d'autres, comme *Epipyrops eurybrachidis* Fletch., ont de fausses pattes anales. Ces dispositions faciliteraient la fixation des parasites sur des hôtes mobiles et rendraient possible l'apparition de ce parasitisme.

Les représentants parasites des deux autres familles : *Zenodochium coccivorella* Ch. et *Euclemensia bassellella* Cl. vivent à l'intérieur des *Chermes*, leur développement complet prenant place dans un même hôte.

Le parasitisme d'une Phalène d'Australie : *Cyclolorna monocentra* Meyr. est remarquable par la combinaison du parasitisme proprement dit et de la myrmécophilie. La jeune larve, au premier stade, est ectoparasite d'un Jasside ; celui-ci, recherché pour ses sécrétions par les fourmis, est transporté par elles jusque dans la fourmilière. La chenille quitte alors son transporteur et s'enferme dans un cocon temporaire ; au bout de quelque temps elle en ressort et se nourrit des larves de son nouvel hôte. En même temps elle sécrète par l'anus un liquide, activement recherché par les Fourmis, ce qui lui assure une certaine impunité.

1. W. V. Balduff, The rise of Entomophagy among Lepidoptera. *Amer. Natural.*, LXXII, 1938, p. 358-379.

Source : MNHN, Paris

Un Tinéide se développe en ectoparasite des larves de *Polistes* ; il appartient au genre *Dicymolomia* dont nous venons de citer une espèce prédatrice spécialisée (1).

*Hyménoptères.* — Un très grand nombre d'Hyménoptères ont des larves parasites. Il en est, *Sphecodes*, *Psythrus*, qui se nourrissent simplement des provisions accumulées par d'autres espèces. Mais la plupart des formes sont ecto ou endoparasites. Certains groupes : Ichneumonides, Chalcidiens, Braconides, Dryinides, Chrysides, sont exclusivement ou presque exclusivement parasites ; dans d'autres groupes le parasitisme est plus rare, ou même tout à fait sporadique. Ainsi parmi les Tenthrèdes, typiquement phytophages, et parfois carnivores, les *Oryssus* s'isolent par leur parasitisme aux dépens des Buprestides.

Certains Hyménoptères peuvent être des parasites accidentels. Ainsi les *Eumenes maxillosus* Deg. peuvent, peut-être lorsque la chasse est mauvaise, pondre dans une cellule construite par une autre espèce. De même les *Stelis*, dont les larves dévorent les provisions des Osmies, peuvent à l'occasion attaquer et dévorer la larve de leur hôte. Ces formes (*Stelis*, *Coelioxys* et *Tripeolus*) auraient une forme larvaire primaire à pseudopodes et longues mandibules grêles ; elles tueraient la larve ou l'œuf de leur hôte, puis mueraient pour prendre l'aspect normal, en asticot, qui est celui des larves d'Hyménoptères.

Les Hyménoptères parasites paraissent ne se développer qu'aux dépens d'autres Insectes et d'Arachnides ; on n'en a pas signalé sur des Myriapodes ou des Crustacés, qui livrent pourtant des Diptères parasites. Tous les stades des Insectes peuvent être parasités ; des familles entières de Chalcidiens : *Ooencyrtidae*, etc., s'attaquent aux œufs d'autres Insectes : Coléoptères, Hémiptéres, Orthoptères ; d'autres parasitent les larves, les nymphes, voire, quoique beaucoup plus rarement, les adultes.

Les larves d'Hyménoptères passent insensiblement du régime carnassier, avec consommation de proies paralysées par la mère, au régime parasite.

La limite entre ecto et endoparasitisme est très difficile à déterminer. C'est ainsi que beaucoup de larves de *Perilampus* et de Dryinides, à vie d'abord interne, subissent sous cette forme un temps d'arrêt de leur développement ; ce n'est que lorsque leur proie est adulte que ces larves, devenues ectoparasites, dévorent leur hôte. Chez les Dryinides mêmes, à la fin du stade ectoparasite, la larve se trouve profondément enfoncée dans les tissus de son hôte.

D'autre part, beaucoup de larves ectoparasites sont enveloppées de membranes formées soit par les dépouilles larvaires, soit par l'hypoderme de leur hôte, localement évaginé ou hypertrophié. C'est le cas chez la plupart des Dryinides. La limite entre ecto et endoparasitisme s'efface alors. Mais en aucun cas on ne connaît de larves contenues, dans le corps de leur hôte,

1. P. Rau, Observations on certain lepidopterous and hymenopterous parasites on *Polistes* wasps. *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXIV, 1941, p. 355-366.

Source : MNHN, Paris

par une enveloppe formée par la cuticule externe invaginée, cas qui s'observe au contraire très souvent chez les groupes les plus divers de Crustacés parasites et qui serait peut-être même de règle chez eux.

Selon les groupes d'Hyménoptères, l'œuf d'où sortira une larve parasite est déposé sur ou dans l'hôte futur, ou au contraire c'est à la larvule qu'incombe le soin de parvenir jusqu'à sa proie. Dans le premier cas l'instinct développé appartient en propre à la mère, la larve n'a qu'à se nourrir. Dans le second la larve présente des caractères morphologiques ou éthologiques spéciaux. Alors que les larves normales d'Hyménoptères, sauf les

FIG. 52. — Planidium de *Perilampus hyalinus* (d'après H. S. SMITH).

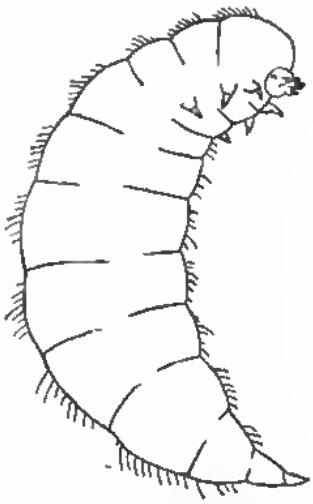


FIG. 53. — Larve adulte, dégénérée, de *Mantispa* (d'après BRAUER).

larves de Tenthrèdes, ont un corps épais, apode, recourbé en crochet avant la tête, les larvules de maints Chalcidiens sont d'un type tout différent. Leur corps, longuement fusiforme, porteur de fortes soies, se termine en arrière par deux longues soies imitant des cerques. Ce stade a été nommé *planidium* (fig. 52). Parfois, comme chez divers Eucharides, le planidium se borne à rechercher sa proie, par exemple une Fourmi ; il se fixe à elle, subit une mue, et devient une larve d'Hyménoptère de type normal. Dans d'autres cas la recherche de la proie est plus complexe, comme cela se produit avec les hyperparasites. Ainsi les planidium de *Perilampus* rampent sur les chenilles d'*Hyphantria textor*, s'y enfoncent et y recherchent les larves parasites de Tachinaires ou d'Ichneumons dont elles se nourrissent. Si leur poursuite est couronnée de succès, elles prennent alors une forme normale, dans le corps de leur hôte. Suit un stade d'attente. Quand, enfin, le parasite primaire s'est nymphosé, la larve de *Perilampus* en sort, se fixe sur la nymphe, comme parasitee xterne, et la dévore.

Source : MNHN, Paris

Dans les cas encore plus complexes, le planidium doit être transporté par un autre organisme, pour que le cycle puisse se boucler. C'est ainsi que le *Schizaspidia tenuicornis* Ashm. a un planidium que véhiculent les ouvrières de Fourmis. Parvenue dans la fourmilière, cette larvule se détache de son transporteur, se fixe aux larves de son hôte et se met à les dévorer.

La spécificité parasitaire est en général très grande ; un genre, voire une famille entière, s'attaquant à un groupe donné, ou même à un stade donné d'un groupe systématique. Mais il existe souvent à l'intérieur d'un genre des espèces dont le régime s'écarte de la normale. C'est le cas pour certaines Chrysides et Mutillides, et on pourrait certainement en relever beaucoup d'autres.

La plupart des larves endoparasites s'attaquent à tous les tissus de leur hôte, mais il est quelques cas de localisation qui valent d'être relevés. Ainsi, plusieurs Platygastérides n'attaquent que le système nerveux de leur hôte, se localisant au ganglion sous-oesophagien (*Platygaster*) ou au cerveau du Cécidomyide *Diplosis pirivora* Marchal (*Inostemma piricola* Kieff.).

Certaines larves, si elles ne recherchent pas un tissu particulier, prennent dans le corps de leur hôte une orientation déterminée, ainsi fait *Aphelinus semiflavus* How., qui se place dans le même sens que son hôte : tête vers la tête et les grands axes superposés.

*Névroptères.* — Chez les Névroptères le parasitisme paraît absolument exceptionnel : il n'a été signalé que chez les *Mantispa* (1). Chez ceux-ci les jeunes larves, naissant d'œufs longuement pédonculés fixés aux branches, passent tout l'hiver immobiles. Au printemps elles se mettent en mouvement, recherchent un cocon ovigère d'Araignée, y pénètrent et mangent son contenu : œufs ou jeunes non encore sortis. Elles subissent assez tôt une mue qui les transforme, de larvules caraboïdes, à six pattes assez fortes, analogues à celles des *Sisyra* (fig. 50), en larves molles, charnues, dont tous les appendices sont très fortement atrophiés (fig. 53). La nymphose a lieu dans un cocon de soie fabriqué au milieu du cocon ovigère de leur hôte.

*Coléoptères.* — Le parasitisme n'apparaît guère, chez les Coléoptères, que de façon sporadique, en dehors des Méloïdes et des Rhipiphorides, où il est de règle. On a signalé des formes parasites chez les Carabiques : *Lebia* d'Europe, qui s'attaque aux Galérucelles, *Brachynus* nord-américain se développant aux dépens des pupes de Gyrins, *Psecadius* obtenu d'éclosion d'une Achatine malgache (2) et *Androyna* dont les larves dégénérées ont été trouvées dans des coques de Cétoines malgaches des genres *Celidota* et *Bricoplis* (3).

1. F. Brauer, Beschreibung der Verwandlungsgeschichte der *Mantispa styriaca* Poda. *Verh. Zool. Bot. Gesells. Wien.*, XIX, 1869, p. 831-840, 1 pl.

2. Ch. Alluaud, *Afra*, II, 1930, p. 16. — D'après les données publiées, on ne peut savoir s'il s'agit là de prédatisme spécialisé ou de parasitisme. — Ch. Alluaud, *Afra*, X, 1935, p. 28.

3. Il n'est pas impossible que les *Agyrtes*, si constamment associés, en hiver, au Diptère *Bibio Marci*, aient une larve parasite, mais celle-ci est encore totalement inconnue.

Source . MNHN, Paris

On en connaît aussi chez les Staphylins : *Maseochara*, *Aleochara*, *Coprochara*, *Polysloma* et peut-être *Homalola*. Il en existe chez les Dermestides : *Orphilus* dans le corps des Blattes, *Thaumaloglossa*, américains, et *Orphiloides*, japonais, dans les oothèques de Mantides (1).

On en a observé chez les Clavicornes : les *Calogenus* et la sous-famille des *Bothriderinae* (2) qui parasitent les Coléoptères, chez les Sternoxes dans la famille des *Sandalidae* (3), qui s'attaquent aux larves de Cigales. Il y en

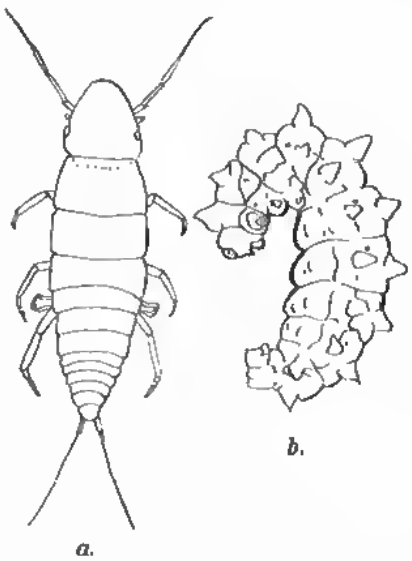



FIG. 54. — Larvule (*a.*) et larve adulte (*b.*) de Rhipiphoride (d'après GRANDI).

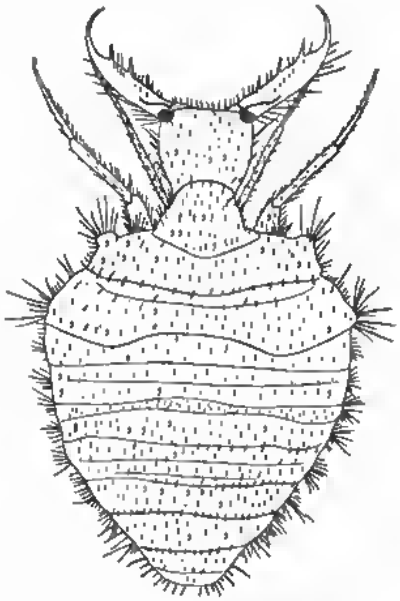


FIG. 55. — Larve de *Myrmeleo formicarius* L.

aurait aussi, peut-être, parmi les Brenthides. Les Coléoptères parasites se répartissent en deux groupes :

1) Les Rhipiphorides ont un stade endoparasite. La larvule, très active, pénètre sous la cuticule de son hôte : larve de Guêpe pour les *Rhipiphorus*, larve d'Odynère ou d'Halicte pour d'autres, voire corps de Blatte pour les *Rhipidius* ; elle y demeure jusqu'à ce que son hôte soit parvenu au stade prépupal. A ce moment elle sort de sa proie, mue à son arrivée à l'air libre

1. H. S. BARBER, Note on *Thaumaloglossa americana* Jayne. *Proc. ent. Soc. Washington*, VII, 1905, p. 10-11, fig. — G. ISHII, The life history and habits of *Orphiloides ovivorus* Muts. et Yok. (*Dermestidae*). *Bull. Imp. Sericult. Expt. Sta.* Tokyo, IX, 1937, p. 151-165, 3 fig. — Des Dermestides de Côte d'Ivoire et de Madagascar vivent aussi dans les oothèques de Mantides.

2. W. F. FISKE, *Catogenus rufus*, A Coleopterous parasite. *Proc. ent. Soc. Washington*, VII, 1905, p. 90-92. — HOPKINS, *l. c.*, p. 26. — HUBBARD, *Psyche*, VIII, 1891.

3. H. R. DODGE, Observations on *Sandalus niger* Knoch, its egg and first instar larva. *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXIV, 1941, p. 458-466, 1 pl.

Source : MNHN, Paris

et laisse son exuvie boucher le trou de sortie. Puis, fixée par la tête sur sa proie, elle la dévore, vivante, peu à peu (fig. 54). Les Dermestides larvaires seraient peut-être aussi des endoparasites, mais le cas le plus intéressant, celui du *Thylodrys* du Caucase, n'a pas été étudié au point de vue biologique et paraît plus que douteux.

2) Tous les autres sont des ectoparasites. Même les formes les plus dégénérées, comme les *Calogenidae*, ne se fixent à leur hôte que par la tête et peuvent, lorsqu'elles ont achevé une proie, en attaquer une autre. Cependant les larves de *Lebia*, parasites de la Galérucelle de l'Orme, s'entourent, pendant leur vie parasitaire, d'une coque de soie qui unit le parasite à son hôte.

Dans aucun Coléoptère parasite, sauf les Méloïdes, et sans doute les Rhipiphorides, la spécificité parasitaire n'est élevée. Les Staphylins parasites attaquent indifféremment tous les Diptères qui se développent à leur portée ; les Catogénides parasitent aussi bien les larves xylophages de Cérambycides que les larves de Braconides parasitant celles-ci, et les Bothridérides sont également très éclectiques. Chez les Méloïdes la spécificité parasitaire est plus grande. On peut les répartir de ce point de vue en trois groupes.

1) Des formes parasites d'Hyménoptères Mellifères solitaires : *Sitaris*, *Meloe*, se nourrissant aux dépens de l'œuf, puis des réserves de leur hôte.

2) Des formes parasites d'Hyménoptères Vespides paralyseurs : *Cerocoma Schaefferi* F., qui se nourrit des proies accumulées par son hôte, le Tachyte manticide.

3) Des formes parasites d'oothèques d'Orthoptères : *Zonabris*, *Epicauta*.

Nous avons déjà décrit sommairement (p. 87) les modifications morphologiques et les complications que présentent les cycles de ces Insectes. Le comportement des larvules néonates, actives, permet d'y reconnaître deux groupes :

*a*) Tout d'abord des formes à larvules actives, recherchant par elles-mêmes les nids de leurs proies.

*b*) D'autre part des formes qui se font transporter par tout Insecte passant à leur portée, et qui, lorsque la chance les favorise, peuvent ainsi parvenir dans le nid d'une espèce susceptible de les nourrir.

Cros a fait remarquer que les larves de cette seconde catégorie avaient en commun un pinceau de fortes soies céphaliques leur permettant de se fixer aux membranes intersegmentaires de leur hôte. Dans quelques cas on les a même vues s'enfoncer dans la cavité générale de l'Hyménoptère qui les porte.

*Diptères.* — Les Diptères comptent parmi les groupes les plus richement dotés en formes parasites. La limite entre prédateurs et parasites est, chez eux, difficile à établir. C'est ainsi que la larve de l'Asilide *Satanas gigas* Eversm. circule en terre jusqu'à ce qu'elle rencontre une larve de Scarabéide, puis la suce complètement, sans présenter aucun caractère de parasite (1). Les Chloropides, comme *Conioscinella halophila* Duda, qui vivent

1. N. S. Dekhtiarev, Notes on the Scarabeid beetles attacking Vines in Ukraine. *Bull. entom. Research*, XX, 1929, p. 95-98, fig.

Source : MNHN, Paris

dans les pontes d'Araignées, et *Eluchiplera Pauliani* Séguy dans les oothèques de Mantes. établissent un terme de passage analogue.

Mais il est d'autres formes qui sont très nettement parasites. Celles-ci appartiennent surtout à trois grands groupes : Cécidomyides, Larvaevorides et les formes voisines des Hippoboscides. Les Cécidomyides sont de tout petits Diptères, parasitant des Insectes de petite taille, et en particulier les Pucerons. Les œufs sont déposés sur le dos des individus ailés et les larves se développent, soit en prédateurs spécialisés suçant les Pucerons, soit en endoparasites, comme c'est le cas de l'*Endaphis perfidus* Kieff. (1).

Les Larvaevorides, plus connus sous le nom de Tachinaires, sont des Mouches d'assez grande taille, d'une systématique très embrouillée et très difficile, qui se développent aux dépens de larves ou d'adultes d'Insectes très divers. Le plus souvent leurs œufs sont déposés sur le corps de leurs proies et les larves, toujours endoparasites, pénètrent par effraction dans leur hôte. On a aussi admis que les Insectes pouvaient se contaminer en absorbant des œufs de Tachinaires par voie buccale. Une fois dans le corps de leur hôte, les larves de Tachinaires se localisent très souvent au voisinage des troncs trachéens, avec lesquels elles se mettent parfois en communication.

Les larves des Hippoboscides, et des formes voisines, parasitent l'homme et les Vertébrés supérieurs. Leurs jeunes stades pénètrent dans l'hôte à travers les tissus des muqueuses, ou sont absorbés par l'animal qui se lèche. Dans les deux cas elles présentent ensuite des migrations, parfois complexes, mais qui se présentent de deux manières différentes :

Chez les Hypodermes, qui sont absorbées par voie buccale, les jeunes larves quittent à l'éclosion le tube digestif, en perforant les parois et parcourent tous les tissus, pour s'échapper à la fin par des trous percés dans la peau.

Chez les Gastrophiles, les jeunes larves naissent à l'air, s'enfoncent d'elles-mêmes dans les muqueuses buccales, en sortent pour s'accrocher au pharynx, puis descendent dans le tube digestif et évoluent dans l'estomac ou le duodénum. Les larves adultes sont rejetées à l'extérieur avec les fèces.

De nombreux Pborides ont des larves accidentellement parasites ; peut-être est-ce à ce type qu'il faut rattacher la larve de *Phora* signalée par Schulz, dans l'épaisseur des ailes de *Morpho* vivants (1).

### Les problèmes du parasitisme.

Parmi les problèmes soulevés par les rapports existant entre le parasite et son hôte on peut reconnaître deux groupes principaux :

le premier relève de l'attraction exercée par l'hôte sur le parasite, du choix, en somme, pratiqué par ce dernier ;

1. H. F. Barnes, Gallmidges (*Dipt. Cecidomyidae*) as enemies of Aphids. *Bull. entom. Research*, XX, 1929, p. 433-442.

Source : MNHN, Paris

le second tient aux conditions spéciales imposées au comportement et à la morphologie du parasite par le parasitisme.

*La spécificité parasitaire.* — D'un point de vue purement théorique certains auteurs ont voulu affirmer qu'une espèce de parasite ne s'attaquait jamais qu'à un seul groupe systématique, très réduit, souvent à une seule espèce ; d'autres, au contraire, ont cru à une très grande liberté du choix de la part du parasite. L'étude de la question est particulièrement difficile par suite de la fréquente dégénérescence morphologique des parasites, ce qui en rend l'étude systématique singulièrement ingrate.

Actuellement il semble que, tout en évitant une généralisation excessive, on puisse considérer deux cas différents :

D'une façon très générale, lorsque parasite et hôte sont réunis dans un même milieu spécial par l'attraction que ce milieu exerce directement sur eux, la spécificité parasitaire a toutes les chances d'être très faible. Ainsi le *Polysloma algarum* Fauv., qui pond dans les fucus pourris, a une larve qui parasite, en apparence indifféremment, tous les Diptères Muscides dont les asticots exploitent le même milieu. De même, les larves de beaucoup d'Hyménoptères Proctotrypides vivent aussi bien dans les asticots que dans les larves de Staphylins ; toute larve de bonne taille, pourvu qu'elle fréquente les fumiers, leur paraît digne d'être utilisée.

Dans certains cas on a même pu établir, avec une apparente certitude, que le parasite peut se développer indifféremment aux dépens d'une espèce donnée, ou des parasites de celle-ci. Tel Hyménoptère sera alors, tantôt parasite, tantôt hyperparasite.

Quand, au contraire, le parasite est attiré par le milieu particulier réalisé par son hôte, comme par exemple par une galle végétale ou une galerie dans le bois, la spécificité semble beaucoup plus étroite, comme on l'observe, par exemple, pour les Anthonomes des galles de Cécidomyides ou les Clérides des galeries de xylophages.

Malgré les apparences, il ne faudrait pas croire que lorsque la spécificité parasitaire est faible, la spécialisation l'est aussi. L'exemple du *Symbiocladius rhitrogenae* Zavr., étudié par Codreanu (1), est très caractéristique de ce point de vue. La larve de ce Chironomide vit sous les fourreaux alaires des larves d'Éphémères torrenticoles dont elle suce le sang. Or, elle présente une dégradation accusée, traduisant une adaptation parasitaire poussée ; d'autre part elle provoque chez ses hôtes de remarquables réactions néoplasiques ; enfin, elle ne se fixe sur un hôte qu'après un long trajet sur son corps, car elle se localise toujours strictement sous les ptérothèques ; la larve emploie, au cours de ce déplacement, des gouttes de sécrétion salivaire qui la fixent par l'arrière du corps sur son hôte. Or, malgré tous ces caractères de spécialisation, le *Symbiocladius* attaque les diverses Éphémères

1. R. Codreanu, Recherches biologiques sur un Chironomide *Symbiocladius rhitrogenae* Zavr. Ectoparasite cancérigène des Ephémères torrenticoles. *Arch. Zool. exp. gen.*, LXXXI, 1939, p. 1-280, fig., 12 pl.

Source : MNHN, Paris

torrenticoles qui vivent dans son aire de distribution. Et on ne peut supposer qu'il y a formation de races biologiques, morphologiquement semblables, car, expérimentalement, une larve parasite est capable de quitter un hôte, si celui-ci est mourant, et d'aller se fixer sur une larve appartenant à un tout autre genre, bien vivante celle-là.

Enfin, lorsque le parasitisme paraît fortuit, c'est-à-dire quand aucun lien biologique direct, autre que le parasitisme lui-même, ne semble unir parasite et hôte, la spécificité parasitaire est très élevée ; les Méloïdes marquent ainsi une spécialisation assez accentuée. Mais cette spécialisation ne tient pas seulement au caractère de hasard des rencontres. On aurait pu le croire en se basant sur les Coléoptères vésicants, car, malgré leur spécificité,

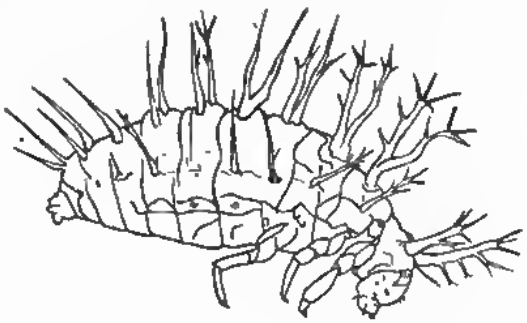


Fig. 56. — Larve de *Solanophila* (Coccinellide).

les espèces qui parasitent des Apiaires peuvent vivre aux dépens de plusieurs espèces d'hôtes qui s'en infectent en butinant les fleurs. Des observations diverses, et en particulier celles de Guibé (1), ont montré, au contraire, que la spécialisation pouvait tenir à une dissociation de l'espèce parasite. C'est en tous cas ce qui se produit apparemment pour le *Chironomus varus* Gtgb. Ce Chironomide vit aux dépens de deux Gastéropodes d'eau douce très communs dans le marais de Troarn (Calvados) : *Physa fontinalis* et *Limnaea limosa*. Sur le premier de ces Mollusques, la larve se construit un tube muqueux, fixé sur la coquille ; elle se nourrit en rongeant le pied et le manteau de son hôte. Sur le second hôte, la larve du Diptère vit dans les lacunes sanguines et se nourrit du sang. L'expérience a montré que des larves prises sur le Physe dédaignent le Limnée, et réciproquement. D'autre part l'étude morphologique a permis de déceler d'infimes différences morphologiques, aussi bien sur la larve que sur l'adulte, selon qu'ils ont été élevés sur *Physa* ou sur *Limnaea*. On se trouve donc là en présence de deux espèces jointives qu'il est logique de rattacher à une forme initiale, qui se serait scindée en deux à la suite de sa spécialisation biologique. On peut s'attendre à ce qu'une étude minutieuse des espèces à parasitisme de type fortuit, et pour

1. J. Guibé, Chironomes parasites de Mollusques Gastéropodes. *Bull. biol. France Belgique*, LXXVI, 1942, p. 283-297, fig.

Source : MNHN, Paris

lesquelles on a cru pouvoir établir la polyphagie, révèle l'existence de délicates différences morphologiques ou biologiques qui préludent à leur séparation en de nouvelles races, puis de nouvelles espèces.

*L'adaptation morphologique.* — La vie parasitaire s'accompagne de modifications morphologiques plus ou moins profondes.

Tout d'abord, et d'une façon très générale, dans tous les groupes, pièces buccales et organes des sens s'atrophient. Des formes aussi peu modifiées que la larve du *Symbiocladius equitans* Claassen, Chironomide parasite d'une naïade de *Rithrogena* et qui vit sous ses ptérothèques, a ainsi ses pièces buccales très réduites (1).

Le même fait s'observe pour les larves de Coléoptères parasites : *Calogenidae, Sandalidae, Carabidae, Staphylinoidea.* De même, la plupart de ces larves sont aveugles. Toujours dans le même ordre d'idées, les pattes sont généralement faibles, de dimensions réduites et souvent charnues.

Mais, à côté de ces dégénérescences, les larves parasites présentent un très fort développement de leur corps adipeux, elles sont souvent gibbeuses et d'aspect obèse. Ce développement du corps adipeux se retrouve, chez les formes myrmécophiles ou termitophiles ; il paraît sous la dépendance d'un mode d'alimentation particulier à base de substances ayant déjà été travaillées par un autre être vivant. L'utilisation constante, pour la nourriture des larves, du corps adipeux ou du sang d'autres organismes, paraît entraîner, chez elles, une accumulation extraordinaire de corps gras.

*La vie des endoparasites.* — Plongés dans les tissus de leur hôte, ou logés dans ses cavités internes, les parasites sont exposés à toutes sortes de réactions de défense de la part de son organisme. Bien souvent de jeunes larvules d'Hyménoptères ou de Diptères endoparasites sont étouffées dans un kyste formé par la prolifération des tissus de leur hôte. Plus souvent ce kyste entoure le parasite, l'isole, sans pour cela le faire disparaître.

La respiration des endoparasites est parfois assurée par un contact étroit avec les troncs trachéens de leur hôte (Tachinaires : *Gymnosoma*, etc.). Dans certains cas elle serait anaérobie. Plus souvent elle utilise l'oxygène circulant dans les liquides organiques, passant par voie cutanée. D'ailleurs beaucoup de ces larves (Hyménoptères) se nourrissent par osmose, également à travers les tissus. Les échanges peuvent alors se faire par toute la surface du corps, ou se localiser à certaines expansions périanales, évaginables. C'est ce qui se produit, par exemple, chez les Apantèles. Le rôle de branchies attribué à ces expansions n'est cependant pas absolument certain, car des formations analogues s'observent chez d'autres Braconides, les *Macrocentrus*. Or, dans ce genre, elles ont sans doute un rôle excrétoire, mais certainement pas de rôle respiratoire, de par leur structure histologique. D'ailleurs des ampoules anales exsertiles sont fréquentes chez les Hyménoptères.

1. P. W. Claassen, The larva of a Chironomid (*Trissocladius equitans*, n. sp.) which is parasitic upon a May-fly nymph (*Rithrogena* sp.). *Sc. Bull. Kansas Univ. Entom.*, V, 1922, p. 395-404, 2 pl.



Source : MNHN, Paris

Chez *Banchus*, par exemple, d'après Bledowski, c'est tout l'intestin postérieur qui peut être expulsé ainsi. Ses mouvements, qui n'ont rien à voir avec la respiration, seraient en rapport avec la désintégration du vitellus contenu dans l'intestin moyen.

Quoi qu'il en soit, chez les *Apanteles*, la vésicule se rétracte définitivement lorsque la larve sort du corps de son hôte pour se nymphoser.

Chez les Ichneumonides, le prolongement caudiforme ne joue aucun rôle respiratoire (1).

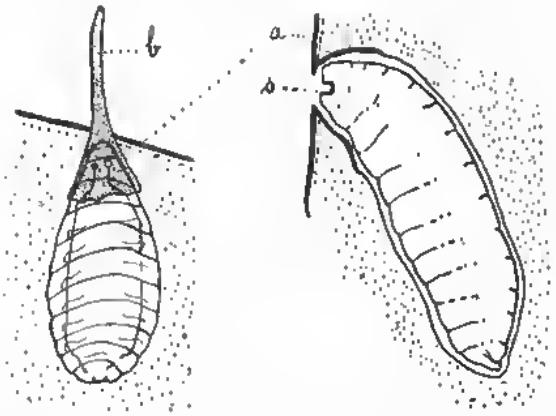



Fig. 57. — A gauche, larvule de *Blastothrix*, établie sous le reste de l'œuf pédiculé (*b.*) (d'après Imms). A droite, larve de *Thrixion*, renfermée dans une invagination tégumentaire (*a.*) et respirant par les stigmates postérieurs (*s.*) (d'après Wigglesworth).

Chez le Diptère *Cryptochaetum* il y a dissociation entre l'absorption d'oxygène, qui se fait par les expansions caudales, et le rejet du gaz carbonique, qui s'opère par toute la surface du corps.

D'autre part, un certain nombre de larves endoparasites ont conservé une communication directe avec l'air extérieur. C'est le cas de la larvule de nombreux Chalcidiens. Chez ces Insectes (*Encyrtus*, *Blastothrix*, etc.), les œufs, pondus dans les tissus de leur hôte, sont portés par un très long pédicelle creux, faiblement conique. A l'éclosion, la jeune larve, dont les stigmates postérieurs seuls sont fonctionnels, se tient dans la cavité formée par la base du chorion. L'étroitesse du pédicule y maintient une atmosphère gazeuse dans laquelle baigne l'arrière de la larve (fig. 57).

Chez les Tachinaires, parfois, la larve est contenue dans une invagination tégumentaire de son hôte, qui communique librement avec l'extérieur et assure ainsi une atmosphère respirable autour des stigmates postérieurs du parasite (fig. 57). Parfois aussi la larve parasite est en contact avec un tronc trachéen, ou même enfermée dans une excroissance en entonnoir

1. W. H. Thorpe, Experiments upon respiration in the larvae of certain parasitic Hymenoptera. *Proc. R. Soc. London*, CIX B, 1932, p. 450-471, 16 fig.

Source : MNHN, Paris

des troncs trachéens (1), ou ses stigmates affleurent au dehors et fixent le parasite au tégument de son hôte (2).

La prise de contact entre le système trachéen de l'hôte et celui du parasite coïncide avec une brusque reprise de la croissance de ce dernier.

Mais les larves dont le mode de vie est le plus spécial sont celles qui vivent dans le tube digestif d'autres organismes, telles les larves de Gastrophiles (3). Non seulement il est indispensable qu'elles puissent résister, peut-être par des antidiastases, aux diastases protéolysantes de leur hôte, mais encore elles vivent en milieu anaérobie. Les larves de *Gastrophilus pecorum* F. peuvent ainsi survivre 17 jours dans l'huile de vaseline, en milieu strictement privé d'oxygène. Leur respiration est toujours très réduite et, comme les larves de Chironomides des grands fonds, elles peuvent dédoubler le glycogène, dont elles sont très riches. D'autre part, une teneur exceptionnellement élevée en tyrosinase facilite les oxydations des acides aminés et des phénols.

Se nourrissant de sang, ces larves montrent aussi une digestion particulière, analogue à celle d'organismes comme les Sangsues, qui ont le même régime. Leur salive renferme un ferment anticoagulant du sang, qui subit une digestion extrêmement lente. Disposant d'un système excréteur insuffisant, elles accumulent, en énormes dépôts, du fer sur l'épithélium intestinal. Leur suc digestif renferme de la maltase, de la lactase, de l'invertase, de la glycogénase, de la lipase, de la trypsine et de l'orepsine (4).

On sait mal comment la généralité des larves endoparasites se nourrit. Du fait qu'elles peuvent laisser en vie leur hôte pendant fort longtemps, on peut conclure que ces larves n'en consomment pas les viscères. Dans certains cas on a admis que ces parasites se nourrissaient des corps gras qui pourraient passer au travers de la chitine tégumentaire de leur hôte. Chez un Tachinaire au moins : *Thirixion halidayanum* Rond., parasite des Phasmes espagnols du genre *Leptynia*, on a pu établir que la larve était exclusivement hématophage.

La larve de *Symbiocladius* se nourrit des liquides organiques de son hôte. Elle pratique des ponctions répétées, qui entraînent à la longue la mort par épuisement, non sans que l'hôte ait réagi par une prolifération pathologique d'éléments néoformés. Le régime de cet ectoparasite rejoint celui des endoparasites.

La vie endoparasite semble du reste assez difficile à adopter, car chez de nombreux Hyménoptères, comme les *Perilampus*, la forme endoparasite demeure absolument inactive et le parasite ne commence à se nourrir qu'après

1. R. L. Beard, On the formation of the tracheal funnel in *Anasa tristis* Deg. induced by the parasite *Trichopoda pennipes* Fabr. *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXV, 1942, p. 68-72, 2 fig.
2. T. L. Bissell, *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXVIII, 1945, p. 417-450, 5 pl.
3. G. Dinulescu, Recherches sur la Biologie des Gastrophiles. Paris, Thèse, 1932, 182 p., 8 pl.
4. S. W. Simmons, Digestive enzymes of the larva of the Cattle Grub *Hypoderma lineatum* (De Villiers). *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXII, 1939, p. 621-627.

Source : MNHN, Paris

être ressorti de son hôte devenu adulte ; c'est aussi le cas chez les Rhipiphorides.

*Interaction entre parasites.* — Une même espèce d'hôtes peut souvent héberger plusieurs espèces de parasites. Fréquemment ces parasites ne se rencontrent pas en même temps dans le même hôte. Mais il peut aussi se produire des cas de coparasitisme. Ainsi un même Puceron peut héberger une larve d'*Aphidius* et une larve d'*Aphelinus*. De même, un *Liparis* héberge un asticot de *Zygobothria nidicola* Fall. et une larve de *Meteorus*. Toutefois il est à remarquer que ce n'est que bien rarement que les deux parasites peuvent se développer normalement. Toujours l'un des deux, sans doute le dernier arrivé, est entravé dans son évolution. Hartley propose deux explications de la gêne apportée au développement de l'*Aphidius*, dans le premier cas cité. Ou bien il ne pourrait utiliser l'oxygène dissous qu'à des concentrations plus fortes que ne le fait l'*Aphelinus*, ou bien ce dernier déverserait dans le corps de son hôte une substance toxique pour le premier. Ce ne sont là qu'hypothèses. Mais l'interaction des coparasites est un fait général, qui se retrouve parfois même lorsque les deux individus sont de même espèce, du moins à en croire les observations de Bledowski sur les larves de *Banchus femoralis* Ths. Et Vandel a récemment montré qu'il existait une corrélation certaine entre le nombre de larves parasites de Stylopides présentes dans un hôte et le sexe des adultes résultant : la coexistence d'un grand nombre de larves donne toujours naissance à des mâles (1) ; les larves isolées deviennent au contraire des femelles.

### Myrmécophiles et termitophiles.

Les larves qui vivent dans les grandes sociétés d'Insectes : termitières ou fourmilières, forment un ensemble d'espèces, soit commensales, soit prédatrices, qu'il est commode d'étudier en bloc, en fonction des conditions si spéciales que réalise leur milieu.

On connaît bien moins de larves myrmécophiles ou termitophiles que d'adultes myrmécophiles ou termitophiles, mais cela tient essentiellement à ce qu'on ne les a pas recherchées aussi méthodiquement. Toutes les formes larvaires présentant des modifications morphologiques ou éthologiques en rapport avec cet habitat ont des adultes qui le partagent. Il est donc probable que l'immense majorité des adultes véritablement termitophiles ou myrmécophiles aura des larves vivant dans le même milieu. Dès maintenant on connaît des larves termitophiles et myrmécophiles de Coléoptères, de Diptères, d'Hyménoptères et de Lépidoptères. Et, si peu de larves sont connues, du moins leur éthologie a-t-elle été plus étudiée que ne l'est celle des adultes, car il a fallu bien souvent les élever pour les identifier.

Les unes, comme les larves de Cétoines et de Clythres, sont de simples

1. A. Vandel, Le sexe des parasites dépend-il du nombre d'individus renfermés dans le même hôte ? *Livre Centenaire Soc. Entom. France*, 1932, p. 245-253.

Source : MNHN, Paris

commensales ; les autres, comme les larves d'*Aslilbus*, sont de simples prédatrices. Leur présence dans les fourmilières n'est due qu'à l'accumulation en ce point de débris organiques ou de proies vivantes. Certains Psychides africains dévorent aussi les Fourmis dont elles hantent les demeures. Et il est des larves de Coccinelles à mœurs analogues.

D'une manière exactement inverse, les Fourmis se rassemblent prés des chenilles de *Psecadia*, uniquement attirées par la sève qui s'échappe des lésions des feuilles rongées par les larves.

Un stade moins avancé de ce type est présenté par les chenilles du *Pachypodisles Geoldii* Hmps., qui se nourrit des parois cartonnées du nid aérien de son hôte, la fourmi amazonienne *Dolichoderus gibboso-analis* Forel, et en construit aussi l'étui qui la recouvre à l'intérieur de ce même nid. Les chenilles d'un Tinéide termitophile de Java se nourrissent également des parois de la termitière, et elles sont accompagnées par les Termites au cours de leurs déplacements dans le nid, peut-être à cause de la sécrétion qui s'écoulerait de leurs expansions abdominales dorsales paires (1). Un Curculionide vit dans les parois des nids de *Cremastogaster* en Côte d'Ivoire.

Le commensalisme, même aussi typique, peut s'accompagner de remarquables modifications éthologiques. Ainsi un Phoride du Texas, *Melopina pachycondylae* Brues, vit dans les fourmilières du Ponérine *Pachycondyla montezumia* F. Sm. Ses larves se placent autour du cou des larves de son hôte et prennent leur part de la nourriture apportée à celles-ci. Les deux larves, hôte et commensal, parviennent en même temps à l'état adulte et le Diptère se nymphose dans le cocon de son hôte.

D'autres, indifférentes à l'espéce de leur hôte, recherchent dans les fourmilières telle particularité qui leur est propre ; par exemple tel type spécial de Champignon dont elles se nourrissent, comme le font certains Lycénides africains. Mais les Fourmis ne se bornent pas à leur procurer un terrain de culture : elles lèchent les sécrétions qui suintent sans cesse de leurs glandes. Or Jackson a pu montrer que, chez *Anthene nigeriae* Auriv. et chez *Aphnaeus Hutchinsoni Drucei* Neave, il se développait rapidement une mycose mortelle sur les Chenilles qui n'étaient pas débarrassées constamment de leur exsudat par les Fourmis. La vie dans les fourmilières leur est donc imposée aussi bien par la recherche d'une nourriture spéciale et localement abondante que par la suppression d'un danger certain. Il y a là échange de bons procédés entre l'hôte et la larve.

Le Lycénide javanais *Hypolycaena erylus* God. meurt aussi lorsqu'il est séparé de son hôte la Fourmi *Oecophylla smaragdina* F. ; et sa mort présente tous les symptômes d'une intoxication (2).

Souvent d'autres larves de Lycénides, celles-ci dépourvues de glandes

1. I. Trägärdh, Notes on a termitophilous Tineid larva. *Ark. f. Zool.*, III, 1907, p. 1-7, 1 pl.

2. E. Jacobson, Symbiose zwischen der Raupe von *Hypolycaena erylus* Godart und *Oecophylla smaragdina* F. *Tijdschr. Entom.*, LV, 1912, p. 9-14.

Source : MNHN, Paris

spécialisées, coexistent avec les Fourmis, car les deux organismes sont attirés par les mêmes Homoptères, dont ils recherchent la sécrétion sucrée ou qu'ils dévorent. Tel est le cas du *Lachnocnema bibulus* F. qui peut à la fois consommer la sécrétion des Homoptères et ceux-ci.

Une larve de Diptère : *Fannia manicata* Meigen a un peu le même comportement ; en compagnie des Fourmis elle « trait » les Pucerons.

Parfois, et sans qu'il paraisse y avoir de rapports directs entre Fourmis et Lycènes, celles-ci s'installent dans les fourmilières pour dévorer les Homoptères inquilins ; c'est ce que fait le *Megalopalpus zymna* D. et H. Les larves

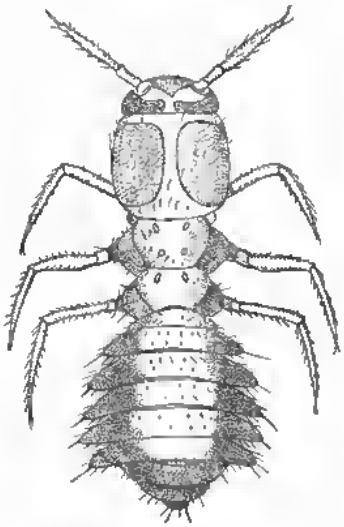


Fig. 58. — Larve termitophile, à abdomen pourvu d'expansions adipeuses, de *Paracoroloca Akermanni* Warren (d'après Warren).

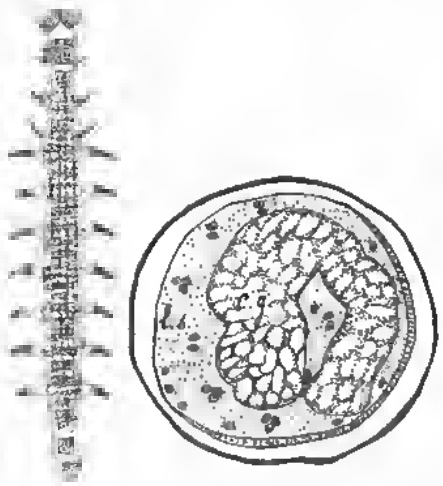


Fig. 59. — Larve termitophile de *Passalucilis*, et coupe d'une expansion abdominale latérale (d'après Tärgärdh).

du Coccinellide myrmécophile : *Hyperaspis reppensis* Herbst, se nourrissent de même des œufs d'un Homoptère du genre *Telligomelra*, élevé par les Fourmis. D'autres Lycénides comme *Euliphyra mirifica* Holl., tout en étant dépourvus de glandes attractives, sont nourris à la becquée par les Fourmis qui les logent. D'autres encore, comme *Liphyra brassolis* Westw., sont simplement myrmécophages. Certains myrmécophages (chenilles de *Wurthia*) sont tolérés par leurs hôtes, bien qu'ils ne sécrètent pas de substance attractive. Kemner suppose que cette tolérance est due à l'utilité de ces chenilles qui consolident par leur sécrétion soyeuse le nid aérien de leurs hôtes (1). Il désigne ce type d'association sous le nom d'*hyphaenosymphilie*.

L'échange de nourriture, ou *trophallaxie*, que nous venons de signaler

1. N. A. Kemner, *Ark. f. Zool.*, XV, 1923, p. 1-28, 4 pl., 7 fig.

Source : MNHN, Paris

chez les Lycénides, se rencontre chez beaucoup d'autres termitophiles ou myrmécophiles (fig. 58). Ceux-ci sont alors souvent caractérisés par l'extraordinaire développement de leur corps adipeux ; la réduction de leurs appendices et le développement de glandes spéciales portées par de longs prolongements ou s'ouvrant au sommet de poils composés spéciaux, les adénotriches. L'aspect résultant est commun à des larves appartenant à des groupes tout à fait différents. On ne saurait, à première vue, y reconnaître un asticot, une chenille ou une larve de Coléoptère.

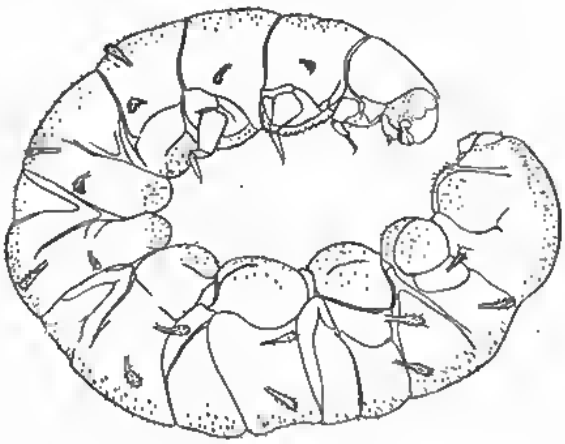


FIG. 60. — Larve de *Troctontus Silvestrii* Gr. et Lesp., montrant les adénotriches en séries segmentaires régulières (d'après GRASSÉ et LESPÉRON).

La structure de ces expansions, comme leur rôle, diffère du reste selon les larves. C'est ainsi que chez les larves de *Xenogaster* elles sont perforées de pores fins. Chez une larve de Tinéide, décrite ultérieurement par MEYRICK sous le nom de *Passalactis*, la cuticule d'enveloppe est, au contraire, continue. Mais dans les deux cas les lobes sont pourvus d'un axe de corps adipeux, entouré de lacunes sanguines. D'autre part et dans les deux organismes, l'hypoderme est détaché de la cuticule (sur les coupes), ce qui ménage une chambre entre les deux parois (fig. 59). Chez les *Xenogaster* les appendices émettent un liquide ; chez le Tinéide il semble bien n'y avoir d'émission que d'une odeur, attractive pour les Termites.

Si ces diverses expansions sont particulièrement fréquentes chez les larves nourries au moins partiellement par leurs hôtes, elles ne sont pourtant pas propres à celles-ci. En effet la larve de Tinéide déjà citée se borne à ronger les parois de la termitière. D'autre part, on retrouve des expansions analogues chez les chenilles du Bombycide *Lagoa crispata* Pack. qui vit à l'extérieur, sans rapports avec un hôte quelconque. Chez elles l'organe émet une odeur et peut être rapproché des osmétériums cités plus haut (p. 53).

Source : MNHN, Paris

Traegaerdh, suivant Wasmann, remarque cependant que, tandis que les expansions de *Lagoa* sont glandulaires, il n'existe pas de modifications histologiques des expansions chez les Tinéides. Ces auteurs supposent alors que c'est le tissu adipeux lui-même auquel échoit le rôle d'organe glandulaire. Il est à noter que chez les adultes de termitophiles des expansions spéciales analogues ont été signalées, mais qu'elles sont glandulaires. D'autre part, Grassé et Lespéron indiquent que le corps gras n'est jamais exsudatoire et ils signalent l'existence, chez le Coléoptère termitophile africain *Troclontus Silvestrii* Gr. Lesp., de soies composées portées par des appendices

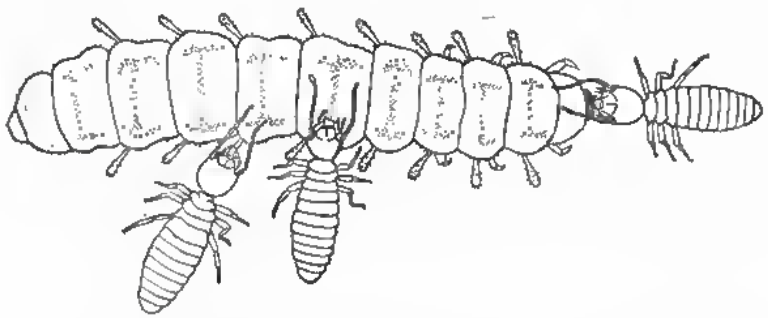


Fig. 61. — *Microcerotermes* se nourrissant à la becquée, ou léchant les adénotriches, des *Troctontus appendiculatus* Silv. (d'après Grassé).

claviformes (fig. 60). Ces *adénotriches* seraient sécrétoires (fig. 61), la sécrétion provenant de deux cellules basales (1). Ces deux cellules se retrouvent dans les poils urticants des chenilles ; l'une est sécrétrice du poil, l'autre élabore le venin (2).

Dans une autre forme d'association, enfin, les Fourmis et leurs hôtes se nuisent mutuellement. Ainsi les larves de *Lomechusa* dévorent les larves de leurs hôtes ; mais, devenues adultes, ces larves s'enterrent pour se nymphoser. Les traitant comme elles traitent leurs propres pupes, les Fourmis déterrent et promènent un grand nombre de ces nymphes, qui ne peuvent survivre à ce traitement.

La myrmécophilie d'une espèce peut n'être manifeste que pendant une partie de sa vie ; c'est le cas de la chenille de *Lycaena Arion* L., qui, jeune, ronge les feuilles de Thym, mais qui achève son développement, en hiver, dans les fourmilières de *Lasius*.

1. P.-P. Grassé et L. Lespéron, Notes histologiques et biologiques sur une larve de Coléoptère termitophile : *Troctontus Silvestrii*, n. sp. *Arch. Zool. Exp. gén.*, LXXIX, 1938, p. 464-486, 7 fig., 1 pl.

2. P. R. Tonkes, Recherches sur les poils urticants des Chenilles. *Bull. biol. France Belgique*, LXVII, 1933, p. 44-99, 3 pl.

Source : MNHN, Paris

# VII. — LES LARVES PROTÉGÉES

Un très grand nombre de dispositifs présentés par les larves ont été interprétés comme des moyens de défense. Naturellement, la recherche des adaptations protectrices des larves et de leurs moyens de défense, qui a été très poussée par les auteurs anglo-saxons, partisans convaincus des conceptions darwiniennes, a souvent abouti à des représentations quelque peu puériles. Mais c'est grâce à l'observation minutieuse, destinée à mettre ces adaptations en évidence, que beaucoup de particularités morphologiques ou biologiques ont pu être découvertes. D'autre part, tout en se refusant à suivre les tenants du darwinisme dans leurs excès, il n'en demeure pas moins que tout se passe comme si bien des dispositions larvaires avaient pour objet de protéger les larves contre leurs ennemis. Plus exactement, confronté avec la nécessité de se protéger, l'esprit humain aurait réalisé, et réalise du reste, des dispositions analogues à celles que présentent les larves. Cott a fait ressortir l'intérêt que les dispositions réalisées par les animaux présentent pour la découverte de « trucs » de camouflage d'utilité militaire.

Très grossièrement on peut répartir les dispositifs dits « de protection » (1) en deux catégories principales, elles-mêmes subdivisibles en catégories de second ordre.

On peut les répartir en effet en :

*a*) dispositifs passifs où la protection est assurée par la structure même de la larve.

Ces dispositifs comprennent les types suivants :

homochromie, homotypie, mimétisme } qui assurent une protection par dissimulation,

d'une part, et

couleurs prémonitrices, armes défensives } qui protègent en effrayant,

d'autre part.

*b*) dispositifs actifs, dont l'efficacité tient au comportement même de l'animal.

Ces dispositifs comprennent :

camouflage, emploi d'abris fixes ou mobiles, immobilisation réflexe } qui assurent une protection par dissimulation.

*c*) attitudes effrayantes, autohématorrhée, etc. } qui protègent en effrayant,

1. Dans ce qui suit nous décrirons les dispositifs que les auteurs ont considérés comme protecteurs, et nous ne discuterons leur valeur, très inégale, qu'en essayant d'en expliquer la genèse.

Source : MNHN, Paris

**Homochromie, Homotypie et Mimétisme.**

Chez les larves il est très difficile de dissocier l'*homochromie* : la possession d'une couleur se confondant avec celle du milieu environnant, et l'*homotypie* : la réalisation d'une forme se fondant dans les formes environnantes ; en effet, la plupart des homotypes sont homochromes, ce qui s'explique aisément, mais en plus, la réciproque, moins évidente, est pourtant encore exacte.

On ne connaît, comme homochromie pure, sans homotypie (1), que le cas de diverses larves aquatiques de Diptères : *Corethra*, *Anopheles* et *Culex*. Chez elles le phénomène atteint son maximum de complexité puisqu'il s'agit d'homochromie variante. Les recherches de MARTINI et ACHUNDOW sur ces larves ont permis de distinguer deux mécanismes distincts, dont l'action se traduit toujours, en fin de compte, par un parallélisme étroit entre la coloration du fond et celle des larves. Chez *Anopheles* et *Aëdes* la face dorsale seule montre des changements de coloration ; une inversion de l'éclairage, permettant d'agir seulement sur la face ventrale de l'animal, est sans action. Pour les auteurs, la sensibilité de la face dorsale, opposée à l'insensibilité de la face ventrale, serait liée à la position normale des larves dont la face ventrale se détache toujours sur le ciel, tandis que la face dorsale, se projetant sur le fond, passera inaperçue si la larve est homochrome. Les modifications que l'on peut provoquer ainsi chez les larves se transmettent aux pupes et aux imagos et peuvent alors rendre compte de certains cas d'homochromie imaginale. En outre la modification de la coloration dépend réellement de la couleur de la lumière, mais pas de son intensité.

Chez les Corèthres, le processus est différent et sensiblement plus rapide. Sur un fond sombre, les mélanocytes, qui tapissent les sacs à air de ces larves, s'étalent régulièrement sur toute la surface des sacs, leur donnant une teinte noire uniforme ; sur fond clair ces cellules se contractent et par des mouvements amoeboïdes, elles s'accumulent sur un des côtés du sac à air ; par suite celui-ci apparaît éclairci (2).

Abordant l'analyse causale du phénomène, les deux auteurs l'attribuent à une régulation hormonale d'origine céphalique.

L'homotypie n'est pas très rare dans la plupart des ordres d'Insectes à l'état larvaire ; mais elle se développe parmi les chenilles avec une ampleur toute spéciale. A examiner les chenilles de nos prés ou de nos forêts on serait tenté de sous-estimer la généralité du phénomène. Il existe bien des Arpenteuses qui peuvent ressembler de façon surprenante à un brin de bois sec

1. Il est bien évident, comme toujours en pareille matière, que les termes homochrome, homotype, copiste, etc., sont rapportés à la vision humaine ; dans l'immense majorité des cas, notre connaissance se borne à la constatation de ces faits et nous ignorons s'ils ont la même signification pour les autres Vertébrés et, *a fortiori*, pour les Invertébrés. L'analyse photographique tentée si élégamment par COTT montre que cet angle de la question mériterait étude.

2. E. MARTINI et J. ACHUNDOW, Beeinflussung der Farbe von Mücken und Ihren Larven. *Rep. 4th Intern. Congr. of Entom.*, Ithaca, 1928, p. 479.

Source : MNHN, Paris

et dont l'attitude d'immobilisation réflexe évoque tout à fait la position normale de quelque brindille ; leur homotypie est si parfaite que nous nous y trompons facilement, mais, à tout prendre, il ne paraît s'agir là que d'exceptions. Si, au contraire, nous examinons des chenilles récoltées dans les steppes nord-africaines, à la lisière du Sahara et dans les Oasis, tout change. Sur le Jujubier aux petites feuilles ovalaires, coriaces, d'un vert luisant, parcourues par une nervure médiane plus claire, vivent les chenilles aplaties, vertes à rayure dorsale blanche, d'un petit Lycénide. Sur les Tamaris, au contraire, quatre ou cinq espèces allongées, cylindriques, vert tendre ou rose tendre, couvertes de reliefs chevauchant comme les écailles d'un toit, évoquent absolument les chatons floraux des Tamaris, qui tombent dans notre nappe avec les chenilles (1).

La pauvreté relative de la faune de la région, l'obligation où elle se trouve de se concentrer sur un petit nombre d'essences végétales, accroît encore la netteté du phénoméne. Il est vrai de dire que les chenilles de Lycénides du Jujubier sont conformes au type général des chenilles de Lycènes, tandis que les chenilles de Géométrides, qui vivent sur le Tamaris, ne s'éloignent guère du type normal pour leur groupe. Mais la répartition de ces diverses formes sur ceux des végétaux qui, précisément, partagent leur aspect, ne peut être un effet du hasard.

Le mécanisme de l'homotypie nous est inconnu. A peine si, dans le cas que nous venons de citer, il serait possible de faire appel à la notion de préadaptation. Celle-ci expliquerait la localisation sur des plantes déterminées, évidemment, mais non la genèse des formes. Invoquer le hasard ? On l'a souvent fait ; pourtant cela suppose une coïncidence de formes convergentes qui serait véritablement surprenante. Il est à retenir cependant que l'homotypie, comme l'homochromie, ne se réalisent que pour des formes frondicoles, vivant en pleine lumière, et qu'elles sont d'autant plus poussées que celle-ci est plus intense ; l'exemple du Sahara le montre bien. Marshall a aussi signalé l'importance dominante de l'homotypie et de l'homochromie en saison sèche, dans l'Afrique australe, s'opposant au mimétisme de types divers en saison humide. Pour expliquer les séries parallèles de mimétiques de Coléoptères, nous avons déjà invoqué le rôle de l'éclairement (2).

Les expériences de Przibram et de Brecher paraissent apporter un appui à cette manière de voir (3), pour ce qui a trait aux chrysalides. Elles prouvent en tous cas que l'homochromie fixe peut être sous la dépendance directe de l'éclairage. On sait, en effet, que les chrysalides nues de beaucoup

1. Dans le même ordre d'idées, cf. le travail suivant, que je n'ai pu voir : T. H. Eaton, Adaptative coloration in a single faunal association. *Journ. Washington Acad. Sc.*, XXXI, 1941, p. 129-135.

2. R. Paulian, Les Coléoptères. Paris, *Payot*, 1943, 396 p. 164, fig. 14, pl.

3. L. Brecher, Die Puppenfärbungen des Kohlweisslings, *Pieris brassicae* L., 8. Teil. Die Farbenpassung der Puppen durch das Raupenauge. *Arch. Entwicklsmech.*, CII, 1924, p. 501-516, 1 pl., 2 fig. — Die Puppenfärbungen der Vanessiden (*Vanessa Io*, *V. urticae*), *eod. op.*, CII, 1924, p. 517-548, 1 fig.

Source : MNHN, Paris

de Papillons, surtout des Piérides et des Vanesses, peuvent être de couleur très variable ; la coloration paraît varier en fonction de celle du milieu sur lequel elles s'attachent, dans la nature.

Przibram a supprimé ce phénomène en cautérisant les yeux de la chenille, ou en la décapitant, peu avant la nymphose. Employant des Vanesses : *Vanessa Io* L., *Aglais urticae* L. et une Piéride, *Pieris brassicae* L., Brecher a mené l'analyse du phénomène plus loin.

Normalement, sur fond clair, les chrysalides de ces Insectes sont dorées ou jaunes dorées, à taches noires très réduites ; sur fond neutre elles sont sombres à taches nettes ; sur fond noir les taches noires se développent beaucoup et la couleur de fond est sombre. Or, en revêtant les yeux de la chenille prénymphale d'une laque de couleur on obtient les résultats suivants :

laque jaune sur fond neutre ..... pupes jaunes dorées ou dorées ;
laque bleue ou sombre sur fond sombre ..... pupes sombres.

La couleur de la lumière exerce donc nettement son action par l'intermédiaire des yeux. Une expérience supplémentaire prouve qu'elle est seule en cause et qu'il n'y a pas d'action de la lumière à travers le tégument : aveuglées à la laque jaune et placées dans une lumière bleue, les pupes sont jaunes dorées ou dorées ; aveuglées à la laque bleue et placées dans une lumière jaune, les pupes sont sombres.

D'autre part l'emploi de teintes de fond graduées en intensité et en couleur a montré que les seules radiations jaunes d'une part, bleues à ultraviolettes de l'autre, avaient une action (1) et que cette action dépendait bien de la qualité de la couleur et non de son intensité.

On ne voit pas alors pourquoi un mécanisme analogue ne donnerait pas naissance aux formes, homotypiques ou homochromes, stables, que l'on a pu observer.

L'adaptation chromatique sous l'effet de la lumière a été mise en évidence chez les larves elles-mêmes dans quelques cas.

Chez les naïades d'Odonates, Tillyard signale que, dans une même espèce, la couleur du corps dépend de la coloration du fond sur lequel les individus vivent. L'observation en captivité, venant compléter l'observation sur le terrain, établit que la couleur est constante pendant toute la durée d'un intermue, mais se modifie, après chaque mue, conformément à la couleur du fond pendant la période précédente. Et Tillyard admet que ce mécanisme ne joue que sur les pigments au moment où ils se forment, après la mue et qu'il peut aller jusqu'à donner naissance à des bariolages dont la disposition rappelle celle du fond.

De même, chez *Gonodontis bidentata* Cl. et *Gastropacha quercifolia* L. la couleur des chenilles changerait, d'après Poulton, avec la couleur du fond ; et cette adaptation ne se limiterait pas à l'acquisition d'une teinte

1. L'auteur réserve son opinion en ce qui concerne l'infra-rouge.

Source : MNHN, Paris

générale déterminée : sur des branches couvertes de Lichen, le corps des chenilles se couvre de taches et de marbrures (1).

D'autre part on ne saurait éliminer totalement les cas d'homochromie nutricielle. Le changement de coloration des mêmes chenilles de *Dasychira pudibunda* L. ou de *Geometra papilionaria* L., brunes à l'automne et vertes au printemps suivant, dépend de la couleur des dérivés de la chlorophylle dont elles se nourrissent. L'intervention de la physiologie propre de l'espèce peut aussi être notable ; à un certain stade de la croissance le mode de désintégration de la chlorophylle se modifie et la coloration résultante change.

Il est notable que les caractères spectroscopiques de ces dérivés nutriciels chlorophylliens sont plus proches de ceux de la chlorophylle contenue dans les tissus végétaux que ne le sont ceux d'une solution alcoolique de chlorophylle.

Parfois la coloration est simplement donnée par le tube digestif, visible par transparence.

D'autre part l'homochromie nutricielle peut être en quelque sorte « acquise ». Ainsi les jeunes larves de *Smerinthus ocellatus* doivent leur couleur verte à un pigment transmis par les larves adultes, à travers la nymphe, l'adulte et l'œuf ; elles sont donc homochromes avant même leur premier repas.

L'homochromie peut du reste changer au cours du développement. Nous venons d'en voir deux exemples. En voici d'autres : chez *Herse convolvuli* L., la jeune larve, verte, s'accorde avec la plante nourricière ; plus âgée, brune, elle s'accorde avec le sol où elle descend. La chenille adulte de *Hyloicus ligustri* L. passe du vert au brun, et se confond alors avec le sol sur lequel elle descend. Au contraire, la chenille d'*Ennomos quercinaria sangularia* Hb. normalement brune, devient verte au moment où elle se transforme, parmi les feuilles vertes des Ormes. Il peut même se faire que ces changements de couleur puissent s'interpréter comme réalisant le passage d'une homochromie à une autre totalement différente. Ainsi, d'après Hale Carpenter, les jeunes chenilles de *Triloqua obliquissima* vivent en groupes compacts ; elles sont blanc crayeux et leur groupe ressemble à une déjection d'Oiseau sur une feuille ; plus âgées, ces chenilles deviennent brun varié de taches verdâtres et portent des callosités ; elles vivent isolées, au bord des feuilles, et peuvent se confondre avec les pétioles. Nous saisissons ici la combinaison de l'homotypie et de l'homochromie, le rôle de l'attitude... et le rôle primordial de l'interprétation humaine !

On peut placer dans la même catégorie que l'homochromie les colorations ou les dessins « effaçant les ombres ». Il s'agit de dispositions telles que, dans une position donnée, les contours de l'animal s'effacent, sa coloration se fondant progressivement dans le décor, par un dégradé, ou par des

1. F. B. Poulton, Experiments... upon the colour relation... upon *Odontopera bidentata*, *Gastropoda quercifolia*, etc. *Trans. ent. Soc. London*, 1903, p. 311-374, 3 pl.

Source : MNHN, Paris

interruptions (fig. 62). Les cas en sont nombreux chez les Papillons. Süffert a même pu montrer que cet effet était utilisé au maximum grâce à l'attitude corporelle prise. Ainsi les chenilles de *Colias croceus* Fourcr. se placent au dessus ou au dessous des feuilles selon que l'éclairage est supérieur ou inférieur ; de la sorte les différentes teintes du corps s'échelonnent toujours dans le même sens par rapport à la direction de la lumière. L'orientation répond à l'excitation lumineuse perçue par des organes dermatoptiques répartis sur toute la surface du corps (1). Des effets de camouflage analogues sont réalisés aussi, d'après Cott (2), chez la même espèce grâce à la bande longitudinale pâle, qui divise le corps en deux surfaces plates isolées. On en retrouve des traces chez la chenille de *Cerura vinula* (fig. 63) où une tache dorsale sombre s'isole du reste du corps grâce à un cerne pâle. Le

Fig. 62. — Larve d'*Epistor gorgon*, montrant un dessin d'ombre et de lumière effaçant les ombres du contour (d'après Moss *in* Cott).

système de dessins peut aussi, comme chez maintes chenilles, donner, par la disposition des teintes, l'illusion de reliefs limités par des ombres, et effacer ainsi complètement la forme réelle.

Les partisans de l'utilité essentielle de l'homochromie font aussi état de l'accord réalisé entre la coloration et le genre de vie dans certains cas anormaux. Ainsi la chenille du Sphingide *Leucophlebia lineata* est marquée de lignes longitudinales blanchâtres très visibles, et non de stries obliques, comme le sont ses congénères. Or, d'après Scott, elle a un régime tout à fait particulier, car, « seule de tous les Sphingides », elle se nourrit de Graminées. Accord encore entre la coloration contrastée des larves d'Odonates qui vivent en pleine eau, s'opposant à la teinte uniforme habituelle aux larves du fond.

L'utilité de l'homochromie a été fort discutée. Quelques expériences, au laboratoire et dans la nature, démontrent bien que les formes homochromes sont *relativement* moins attaquées par certains prédateurs que leurs parents non homochromes. L'immobilité accroît l'efficacité de cette protection. Mais il n'en demeure pas moins que, pour les larves terrestres au moins, l'ennemi principal est l'Insecte entomorphe. Celui-ci est guidé par l'odeur et par suite l'homochromie ne protège pas contre son action.

1. F. Süffert, Phänomene visueller Anpassung. *Zeits. Morph. Ökol. Tiere*, XXVI, 1932, p. 147-316, 65 fig., 5 pl.
2. H. B. Cott, Adaptative coloration in Animals. London, 1940, 508 p., 40 pl., 83 fig.

Source : MNHN, Paris

Une analyse détaillée de très nombreux cas amenait Piepers à refuser toute valeur à l'homochromie (1). Mais c'est là une exagération manifeste.

Des cas d'homotypie ont été fréquemment signalés. Il est certain que lorsque, dans une faune relativement condensée, comme l'est celle des régions désertiques d'Afrique du Nord par exemple, on examine la répartition des Chenilles, on est tout surpris de la fréquence des Géométrides à corps bariolé, couvert d'excroissances, imitant les rameaux ou les inflorescences de *Tamarix*, et vivant sur cette plante ; sur les Jujubiers voisins, à feuilles vernissées et foncées, on ne rencontre plus de telles larves, mais des formes (chenilles de Lycénides) à aspect de limace, déprimées, vert parcouru par une ligne médiane simulant une nervure. La juxtaposition de ces homotypes de *Tamarix* sur *Tamarix* et de ces homotypes de *Zizyphus* sur *Zizyphus* n'est pas sans troubler quelque peu le scepticisme de ceux qui se refusent à admettre l'existence du phénomène ou à y voir un simple effet du hasard.

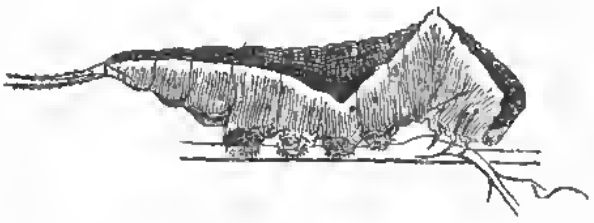


Fig. 63. — Chenille de *Cerura vinula*, avec un dessin effaçant le contour réel (d'après Cott).

Bien d'autres larves sont homotypiques ; presque toujours il s'agit de chenilles qui vivent, plus que n'importe quel autre ordre, à découvert sur les plantes.

L'imitation peut s'appliquer à une feuille, sèche ou verte, à un Lichen (comme c'est le cas de *Cleora lichenaria* qui ronge l'*Usnea barbata*) ; beaucoup copient en grand détail un excrément d'Oiseau, avec ses portions sèches et ses zones humides : comme le fait une chenille de Nototontide aux Indes et, plus près de nous, la jeune larve d'*Acronycta alni* L. Particulièrement fréquente est l'imitation réalisée par les Géométrides dont les chenilles copient étroitement une ramille, et se tiennent, le corps rigide, formant avec la tige un angle assez ouvert.

Les partisans de la valeur protectrice de l'homotypie font remarquer l'existence de détails morphologiques rendant les raccords entre l'animal et le support moins évidents. Ce serait le sens des pinceaux de poils qui marquent certaines régions du corps des chenilles de *Calocala nupla* L. etc., ou des tubercules qui se localisent à l'apex de l'abdomen des chenilles de Géométrides dont l'attitude normale est dressée sur une tige, comme c'est

1. M. C. Piepers, Ueber die Farbe und den Polymorphismus der Sphingiden-Raupen. *Tijdschr. v. Entom.*, XL, 1897, p. 27-105, 4 pl.

Source : MNHN, Paris

le cas pour *Selenia bilunaria* Esp. L'aspect végétal de la chenille se continue sans heurts par le végétal lui-même.

D'autre part W. Müller et Hingston ont décrit des chenilles d'*Anaea* et de *Siderone* qui modifient leur environnement et l'amènent à ressembler à leur propre corps. Chez *Siderone*, les chenilles, après avoir rongé le parenchyme et dégagé la nervure principale, y ont fixé par des fils de soie des fragments de feuilles ayant sensiblement leurs dimensions ; placées elles-mêmes sur la nervure, elles se confondent parfaitement avec ces petites copies.

*Mimétisme.* — Les cas de véritable mimétisme sont assez rares chez les larves. Cependant Carpenter a signalé l'existence d'une ressemblance étroite, de caractère synaposématique, entre chenilles d'Acréines ayant même habitat en Afrique Orientale (1). D'autre part on connaît deux cas de mimétisme que l'on peut qualifier de collectif. En Angola, une chenille de Saturnide présente tout à fait l'aspect d'un groupe de larves de Sauterelles. A Madagascar, les longues soies lamelleuses dressées de certains Noctuides évoquent complètement un groupe de *Belonogaster* posés (J. Millot, comm. orale).

### Couleurs prémonitrices.

Beaucoup de larves présentent des couleurs vives, variées de rouge, de noir ou de jaune, voire de bleu. On en connaît chez beaucoup de chenilles, et aussi chez les larves de divers Chrysomélides et Coccinellides. Ces formes sont caractérisées par la possession de couleurs vives, et les violents contrastes existants entre les couleurs des diverses parties du corps. Pour beaucoup d'auteurs, ces couleurs, très voyantes, seraient rapidement associées par les prédateurs avec un goût désagréable ou une sensation douloureuse ; leurs possesseurs seraient ainsi à l'abri de toute attaque. Et, à l'appui de leurs théses, ces auteurs rappellent que la plupart des larves à couleurs vives sont détentrices de glandes nauséabondes, caustiques ou toxiques, ou de poils urticants et que beaucoup de prédateurs les refusent ou les rejettent avec dégoût.

En réalité, il faut aussi rappeler que les larves à couleurs prémonitrices sont toujours des larves de pleine lumière. Quand on sait le rôle de la couleur extérieure sur la coloration des nymphes de Lépidoptères, on peut se demander si ce n'est point à l'intense éclairement qu'elles subissent que les larves photophiles doivent leur si fréquente coloration vive. L'existence d'une sécrétion glandulaire spéciale, donc d'une intense activité excrétoire, supposant une physiologie spéciale, pourrait aussi expliquer le dépôt de pigments en grandes masses.

### Armes défensives.

En dehors des mandibules ou des griffes qui servent aux larves à s'emparer de leurs proies, certaines espèces disposent d'organes spécialisés n'ayant

1. G. D. H. Carpenter, Synaposematic resemblance between Acraeine larvae. *Trans. ent. Soc. London*, 1912, p. 702-705.

Source : MNHN, Paris

à notre connaissance qu'un rôle défensif. Beaucoup de chenilles de Saturnioïdes de Guyane auraient, d'après HINGSTON, deux fortes épines sur la tête ; menacées, ces larves rejettent la tête en arrière, frappant de leurs épines leur ennemi. Et HINGSTON admet que ces épines (fig. 64) sont empoisonnées.

D'autre part chacun connaît les poils urticants dont sont recouvertes maintes Chenilles. FABRE a décrit minutieusement les effets de ces poils en se basant sur une série d'expériences faites sur lui-même. L'action sur la peau dépasse de loin un simple phénomène mécanique, comme celui qui

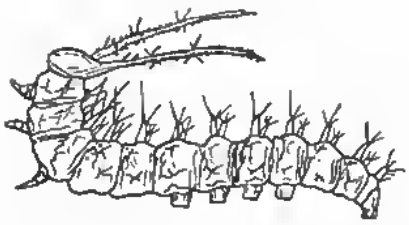


FIG. 64. — Chenille de Saturnide à épines céphaliques venimeuses (d'après HINGSTON).

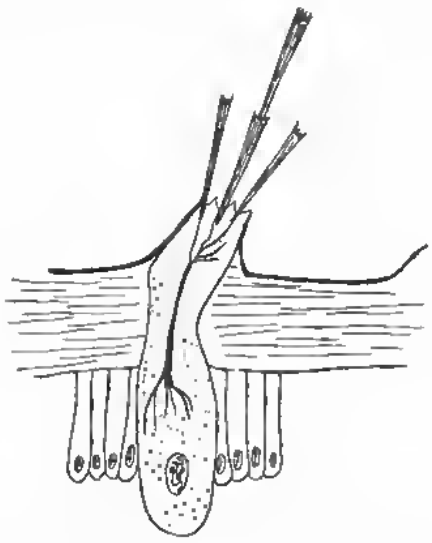


FIG. 65. — Poils venimeux composés d'*Euproctis chrysorrhoea* L. (d'après GILMER).

est causé par les minuscules poils des Mygales, par exemple. Il y a intervention certaine d'une substance toxique — exerçant une action cytolysante sur les hématies — qui se retrouve chez de très nombreux Lépidoptères (*Dicranura*, etc.). Les plaies provoquées par ces poils peuvent durer des années avec *Thaumalopoea* ; elles sont aussi très sérieuses avec les poils de Mégalopygides et de Liparides (1). Les poils urticants sont tantôt simples, tantôt (fig. 65) formés de petits articles placés bout à bout et pourvus d'épines terminales.

### Le camouflage.

Quelques larves, parmi les Coléoptères, conservent sur leur corps les excréments qu'elles rejettent. Chez les Criocères, la masse excrémentielle repose sur le corps et glisse lentement vers l'avant au fur et à mesure

1. W. MINNING et H. WEIDNER, Giftraupen unter besonderer Berücksichtigung Afrikas. *Deutsch. Tropenmed. Zeit.*, XLVI, 1942, 7 p., 6 fig. (travail que nous n'avons pu voir).



Source : MNHN, Paris

des nouvelles émissions ; chez les Cassides, pendant le prolapsus rectal, les excréments sont déposés sur une fourche grêle qui termine l'abdomen et est repliée vers l'avant ; la couverture ne vient donc pas au contact du corps. D'autres Coléoptères parmi les Charançons ont aussi une cuirasse d'excréments.

Les larves de divers Odonates peuvent aussi, comme nous l'avons déjà dit (p. 67), se camoufler en utilisant la boue de leur milieu. De même aussi opèrent des Diptères à larves carnivores, des Syrphides et des Névroptères

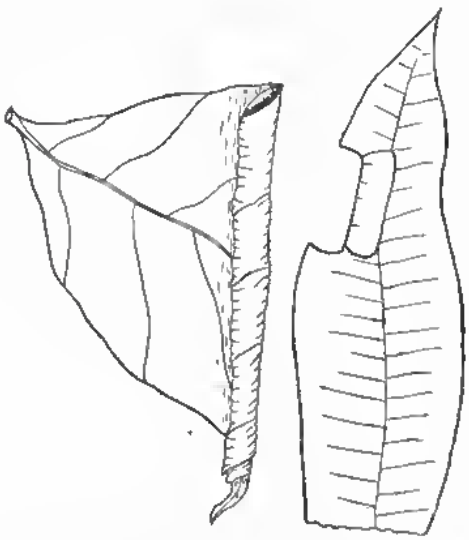


Fig. 66. — A gauche, feuille enroulée abritant une chenille ; à droite, abri larvaire d'une Chenille de *Gelechiidae* (d'après Hingston).

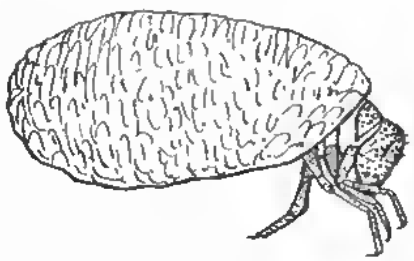


Fig. 67. — Larve de *Clythra* sp., dans sa coque (d'après Paulian).

suceurs de petits Insectes, qui se recouvrent des dépouilles vides de leurs proies et se déplacent ainsi sous un tas de brins de chitine (fig. 34).

La fabrication de ces carapaces de débris ne va pas sans caractères morphologiques et écologiques spéciaux. Ainsi, parmi les larves de Chrysopes, celles qui se fabriquent un manteau ont un corps relativement plus large et plus court que leurs sœurs qui vivent nues ; de plus les côtés du corps ont des tubercules latérodorsaux plus saillants, porteurs de très longues soies crochues disposées souvent en pinceaux. La base de ces soies présenterait une cellule glandulaire qui mouillerait la soie par la pointe, car celle-ci est creuse.

Le transport et la mise en place des débris se fait en plusieurs temps. Les fragments à utiliser sont d'abord saisis par des mandibules et « estimés » quelques instants. La larve exerce là un choix très marqué, car en présence de morceaux trop durs elle ne passe pas au second stade de la construction ; d'autre part, d'après Cole, une espèce de Chrysope de Floride débuterait

Source : MNHN, Paris

constamment en utilisant la coquille vide de son œuf, qu'elle détache de sa base, après l'éclosion.

Un fragment accepté, la larve rejette la tête en arrière en bombant l'abdomen, et dépose son moellon parmi les soies crochues du dos, en le déplaçant jusqu'à ce qu'il soit immobilisé par les crochets.

Enfin une série d'ondes contractiles transporte les fragments de la région antérieure de l'abdomen, la seule que la tête puisse atteindre, jusqu'à l'arrière du corps.

Les chenilles d'un Géométride de Bornéo portent sur des saillies épineuses les boutons floraux de la plante qu'elles rongent et la chenille d'*Euchloris pustulata* opère de même avec des fragments de feuilles fixés à ses soies en crochet.

Normalement tous ces abris sont fixes par rapport au corps des larves. Pourtant, d'après Willington, la larve de *Chrysopa ciliata* déplace son bouclier en l'interposant entre elle et le danger. Cette opération est facilitée parce que la charge est généralement libre à son extrémité antérieure ou à son extrémité postérieure.

### Les abris.

Dans divers groupes il existe des larves qui se construisent de véritables abris : on en connaît parmi les Coléoptères, les Lépidoptères et les Trichoptères.

Les abris fabriqués sont tantôt fixes, tantôt mobiles.

Parmi les abris fixes, le plus simple, et de loin, est le puits vertical creusé en terre au collet des plantes par la larve du Carabique *Zabrus tenebrioides* Goeze. L'Insecte entraîne dans son abri l'extrémité d'une feuille de Graminée et la ronge peu à peu.

Les systèmes de galeries creusées dans la vase par les larves de maints Coléoptères : Hétérocérides, Staphylinides, sont encore des abris fixes très simples.

Beaucoup de chenilles sont capables d'enrouler une feuille (fig. 66) en fixant les tours de spire par quelques brins de soie, ou de réunir deux ou trois feuilles par un lacis soyeux. Diverses Tenthrèdes en font autant. D'autres chenilles, plus rares, découpent un lambeau de feuille et le replient sur la partie intacte du limbe, puis l'y fixent de quelques fils ; dans cet abri elles peuvent ronger le parenchyme foliaire sans se découvrir. La nymphose se produit en général au cœur du fourreau.

Les chenilles de *Nycterobius* se creusent un terrier dans les troncs d'arbre ; elles le ferment par une porte mobile formée d'un brin de feuille fixé au haut de l'orifice par de la soie et recouvert d'excréments. Elles s'y cachent de jour, en sortent de nuit pour rechercher et y rapporter les feuilles dont elles se nourrissent.

Les tubes de vase des Chironomides, dont nous parlerons un peu plus loin,

Source : MNHN, Paris

sont tantôt courts et mobiles, tantôt très longs et adhérents à la vase du fond.

Enfin on pourrait ranger ici aussi tous les pièges de chasse à fosse ou à nasse avec logement pour le chasseur, que nous avons déjà étudiés ; ils remplissent, en effet, en même temps, le rôle d'abri et celui de piège.

Ces abris peuvent parfois prendre une grande importance, comme c'est le cas des tubes calcaires agglomérés des larves de *Lithotanytarsus*, qui contribuent pour une forte part à combler certaines nappes d'eau.

Dans la plupart des autres groupes les abris sont mobiles.

Chez les Coléoptères, seuls édifient des abris divers Chrysomélides et plus spécialement des Clythrides (fig. 67). La construction du fourreau

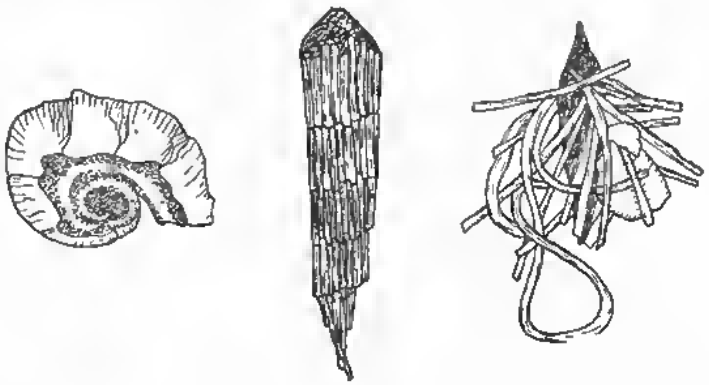


Fig. 68. — Fourreaux larvaires de Psychides, en feuilles ou en brindilles (d'après Hardenberg).

larvaire utilise en général, comme point de départ, le fourreau de plaquettes d'excréments dont la mère entoure l'œuf. A l'éclosion la larvule garde sur l'arrière du corps cette capsule et commence à y fixer ses propres excréments ; elle forme ainsi une gaine en bouteille, lisse en dedans, dont la face externe semble en mosaïque, par la juxtaposition des particules excrémentielles qui la forment. Dans cet étui la larve se tient un peu courbée en arc, la tête aplatie affleurant l'ouverture.

Parmi les Lépidoptères, les Psychides (fig. 68) et les Tinéides sont presque les seuls à se construire des abris ambulants. Ils doivent à cette coutume leur nom anglais de « bag-worms » : vers à sac. Les fourreaux de Psychides ont des aspects extrêmement variés. Bien étudiés en Europe, ils l'ont été aussi en Afrique du Sud où ils paraissent jouer un grand rôle dans les forêts d'*Acacia*. Typiquement un fourreau de Psychide comprend un sac en soie portant à l'extérieur un revêtement de pièces de bois ou de débris de feuilles. Généralement le fourreau est plus ou moins cylindrique et posé horizontalement sur le sol ; les brindilles sont disposées soit en long, parallèlement au grand axe du fourreau, soit en travers, perpendiculairement à cet axe

Source : MNHN, Paris

et formant alors un entrecroisement parfois très régulier. Mais le fourreau peut être aussi irrégulièrement ovoïde ou sphérique, orné seulement de fragments végétaux épars. Le fourreau de *Monda heylaertsi* Junod, qui est de ce type, est remarquable par la disposition régulière de petites glumes de Graminées qui y sont piquées et lui donnent l'aspect d'un capitule immature de Composée. Parfois aussi le fourreau se dresse verticalement comme une pyramide ou un tronc de pyramide. L'enveloppe de soie reçoit des feuilles placées obliquement et prend l'apparence d'une pagode, comme chez *Monda delicatissima* Walk. ; tenant ce fourreau droit, la

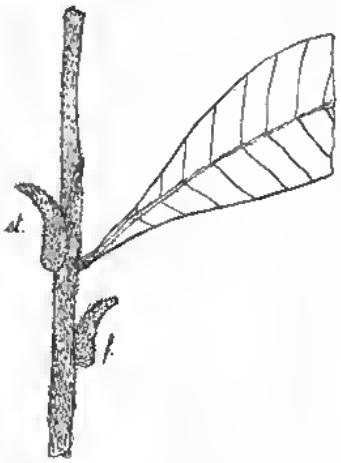



FIG. 69. — Fragment de *Cephaelis tomentosa*, avec un stipule (*st.*) et un fourreau de Psychide (*f*) (d'après HINGSTON).

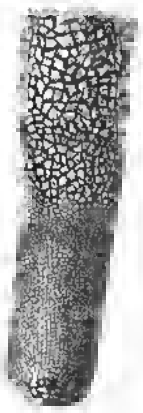


FIG. 70. — Fourreau de *Stenophylax rotundipennis* Brauer (d'après LESTAGE).

larve, au lieu d'être, comme il est normal, allongée, est très fortement coudée, l'abdomen étant redressé presque perpendiculairement à l'avant-corps (1).

Parfois le fourreau prend un aspect en hélice ou même tout à fait irrégulier, avec des brindilles dépassant dans tous les sens. L'ensemble doit être fort difficile à traîner et s'accroche sans doute à tous les brins d'herbe rencontrés sur le trajet. Souvent le fourreau peut dissimuler la larve aux regards, en ayant l'aspect de tous les amas de débris qui jonchent le sol. Mais, dans un cas au moins, cette protection est accidentellement parfaite. Un Psychide de la Guyane construit (2) un fourreau en soie, conique, qu'il recouvre des fins poils de revêtement détachés des tiges de sa plante nourricière : *Cephaelis tomentosa*. Dans sa position de repos, accroché à la tige, le fourreau est absolument comparable aux stipules qui se dressent de place en place au long de la tige (fig. 69).

1. C. B. HARDENBERG, South African Bag-worms : their Transformations, Life-history and economic Importance. *Ann. Natal Museum*, 1917, III, 3 et 1919, IV, 1, fig., pl.
2. HINGSTON, A naturalist in the Guiana forest. Londres, 1932, 384 p., 16 pl.

Source : MNHN, Paris

Le mode de construction de ces fourreaux a été très soigneusement étudié par J. Bourgogne. D'après les indications qu'il a bien voulu nous fournir, chaque pièce végétale est mesurée, palpée dans toutes ses dimensions, parcourue par la larve, puis coupée à une longueur déterminée. Ensuite la larve rentre dans son fourreau, le perce en un point de la paroi, passe par cet orifice pour saisir le morceau qu'elle a choisi, l'attire à elle et le fixe sur la boutonnière. Ainsi, par une série d'opérations analogues, elle parvient à élargir son fourreau au fur et à mesure de ses besoins, sans changer de domicile. Le choix des matériaux employés dans la construction du fourreau dépend beaucoup des objets qui l'environnent, mais la larve procède en outre à un choix réel des objets à employer.

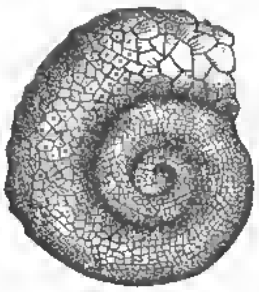


Fig. 71. — Fourreau d'*Helicopsyche sperata* Mc Lachl. (d'après Lestage).

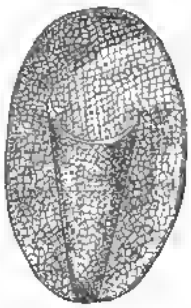


Fig. 72. — Fourreau de *Thremma gallicum* Mc Lachl. (d'après Lestage).

Quelques autres Lépidoptères, par exemple des Géométrides, fabriquent aussi des fourreaux ; mais la soie paraît souvent y jouer un bien plus grand rôle, les corps étrangers ne figurant plus que pour mémoire.

Les Trichoptéres enfin, les « porte-bois » de nos pêcheurs, sont en immense majorité des constructeurs de fourreaux. Les larves emploient pour leur fabrication les objets qui jonchent le fond des eaux : fragments de feuilles ou de bois, grains de sable ou graviers, petits coquillages vides. On a pu montrer expérimentalement que les larves étaient susceptibles d'employer n'importe quoi pour édifier leur fourreau et que telle larve qui construit d'ordinaire un étui en gravier le construira, en cas de nécessité, avec des débris de feuilles. Le choix des larves est surtout commandé par la nature des objets disponibles. Pourtant il s'y ajoute certainement un véritable choix avec des préférences larvaires, car, dans les conditions normales, chaque espéce a un fourreau caractéristique, qui se retrouve à peu prés constant, même dans des habitats différents. Aussi a-t-on pu établir toute une classification des tubes de Trichoptéres, selon la nature de leurs matériaux de revêtement : minérale ou végétale ; selon la forme du tube, etc. Si le type spécifique des fourreaux est assez constant, il ne semble y avoir que peu de rapports entre les types réalisés dans un même groupe systématique. Ainsi les *Ptilocolepus* se fabriquent un fourreau de feuilles de *Fontinalis*

Source : MNHN, Paris

imbriquées comme les tuiles d'un toit ; mais tous les autres Hydroptilides ont un fourreau parcheminé, soyeux, sans revêtement ou avec un revêtement de grains de sable. Au point de vue biologique nous pouvons distinguer des fourreaux en soie pure, sans adjonction de corps étrangers : par exemple ceux de *Setodes lineiformis* Curt., qui sont en forme de coquille de Dentale ;

FIG. 73. — Fourreau de *Limnophilus flavicornis* L. (d'après LESTAGE).

FIG. 74. — Fourreau de *Glyphotelius punctatolineatus* Retz. (d'après LESTAGE).

des fourreaux formés simplement d'un fragment de tige de Phragmite ou de Prêle, comme chez *Agrypnia pagetana* Curt. ; des fourreaux composés, employant et de la soie et un revêtement de corps étrangers. Ce dernier type se présente sous des formes très diverses et on peut y reconnaître plusieurs types morphologiques. On distingue d'abord un type tubulaire et un type irrégulier. Ce dernier modèle peut être aplati, très aplati ou en forme de haricot.

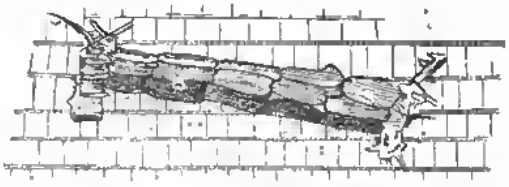


FIG. 75. — Fourreau de *Triaenodes bicolor* Curt. (d'après LESTAGE).

Le type tubulaire est parfois simple et droit, revêtu alors, tantôt de grains de sable ou de coquilles, tantôt de quelques brindilles dressées formant ancre, tantôt de matériaux végétaux disposés dans la longueur et pas en spirale, tantôt de matériaux disposés perpendiculairement au grand axe, comme chez les *Limnophilus* (fig. 73), tantôt de matériaux disposés en une spire comme chez *Phryganea* (fig. 76) ; la section de ces tubes peut être ronde, carrée ou triangulaire. Souvent ce tube simple est flanqué de grosses

Source : MNHN, Paris

pierres, ou inséré sur un disque aplati (fig. 72). Enfin chez les *Helicopsyche* le tube s'enroule en coquille d'*Helix* (fig. 71).

En outre, le plus souvent la structure du fourreau change avec l'âge de la larve.

Dans son étui ouvert aux deux bouts, la larve se déplace grâce à ses

Fig. 76. — Fourreau de *Phryganea grandis* L. (d'après Lestage).

pattes, à des crochets parfois présents à l'apex de l'abdomen, et à des plaques d'adhésion, armées d'épines et de crochets sur la face dorsale de certains segments abdominaux.

Certains Diptères se construisent aussi des abris. Ainsi les Chironomides du genre *Orthocladius* (*O. thienemanni* Kieff.) et du genre *Tanytarsus* se construisent des tubes horizontaux ou verticaux, formés de débris agglomérés ; ces tubes sont fixés au sol. D'autres habiteraient des tubes mobiles.

Fig. 77. — Fourreau de *Limnophilus stigma* Curt. (d'après Lestage).

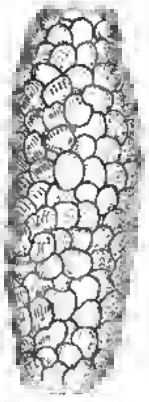


Fig. 78. — Fourreau de *Ptilocolepus granulatus* Pict. (d'après Lestage).

Pour certaines formes de la vase la construction d'un tube est fonction des conditions extérieures. Si la couche d'eau au contact de la vase a une teneur en oxygène de 6,33 %, les larves vivent libres ; avec une teneur de 0,84 % elles se construisent, au contraire, des tubes atteignant 2 cm. de long, d'après Berg. L'importance de ces tubes de Chironomes est considérable, car ils servent de points de condensation pour le calcaire qui se précipite au niveau des filaments reliant les particules ; on obtient ainsi un accroissement de 2 à 5 mm. par an (1).

1. C. Wesenberg-Lund, Bemerkungen über die Biologie der Chironomiden. *Entom. Meddel.*, XXIII, 1943, p. 179-203.

Source : MNHN, Paris

Mais d'autres Chironomes ont une activité opposée. Creusant les croûtes des algues calcaires, à la recherche des Nostoccacées corrodant les pierres et dont elles se nourrissent, elles détruisent et dispersent ces nodules calcaires.

On a signalé chez le Tenthrède *Pamphilius depressus* Schr. la fabrication d'un étui mobile, ouvert aux deux extrémités, dans lequel la larve vit et qu'elle transporte à sa suite. Et les jeunes stades du Tenthrède *Caliroa limacina* Ratz. sont recouverts d'une couche de mucus, noir et gluant, qui disparaît chez les larves adultes ; celles-ci vivent pourtant à découvert sur les feuilles, tout comme celles-là.

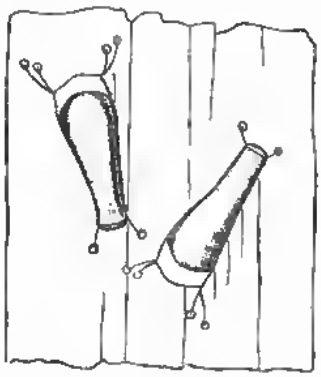


FIG. 79. — Fourreaux d'*Oxyethisa histella* Klap. (d'après LESTAGE).

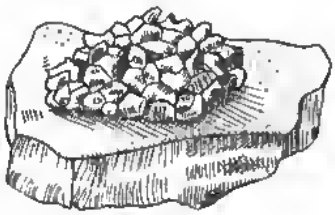


FIG. 80. — Abri nymphal d'*Hydropsyche* (d'après LESTAGE).

### L'immobilisation réflexe.

Dans notre classement, l'immobilisation réflexe, la fameuse « simulation de la mort », hypnose, thanatose, de nombreuses larves, ne prend place que de façon peu satisfaisante. C'est bien évidemment un dispositif actif qui aboutit à la dissimulation du sujet, mais il est apparenté de tout près aux attitudes effrayantes, et ne peut en être distingué que comme un cas un peu particulier.

L'immobilisation réflexe correspond essentiellement à l'arrêt de tout mouvement, la perte momentanée de presque toute excitabilité extrinsèque ou intrinsèque, sous l'effet d'un stimulus déterminé. Fonction nerveuse, cette immobilisation varie naturellement avec l'état du sujet, la température, la fréquence des essais antérieurs et la nature des stimuli externes ; elle ne se manifeste, bien souvent, que lorsqu'on rompt certaines excitations normales constantes : l'excitation visuelle de la lumière, le contact des tarses sur un support. Il est possible d'obtenir une telle immobilisation sur la très grande majorité des formes, mais l'excitation nécessaire n'est pas la même pour toutes ; certaines, même, ne s'immobilisent que sous l'effet de fortes pressions portant sur le système nerveux central. Enfin quelques formes, par-ci par-là, sont rebelles à tout essai d'immobilisation.

Source : MNHN, Paris

Dans sa forme la plus simple, on l'observe chez les larves d'*Aeschna* par exemple. Placées sur le dos, les pattes pliées contre le corps, légèrement pressées sur les segments thoraciques, ces larves, et celles de beaucoup d'autres Anisoptères s'immobilisent pour quelques minutes. Dans la nature on ne voit guère ce qui pourrait provoquer cet arrêt. Du reste la larve immobile a toujours un aspect de larve, est bien reconnaissable et seule son immobilité pourrait, à l'extrême rigueur, passer pour protectrice.

Chez beaucoup de chenilles, le moindre attouchement provoque l'enroulement en une spire plate très serrée, contracturée, le dos seul demeurant visible de l'extérieur. Cette position se conserve parfois assez longtemps. Si l'on peut comprendre qu'elle protège les chenilles pourvues de longs poils urticants, encore faudrait-il expliquer en quoi elle protège les chenilles glabres. Du reste cet enroulement s'observe aussi avec les larves libres de Trichoptères, les larves de beaucoup de Carabiques et surtout de Staphylins de grande taille, et même avec des larves allongées de Diptères Chironomides. Il s'agit donc là d'un mode très général d'immobilisation par contraction des fibres abdominales longitudinales, simple réponse physiologique à une excitation anormale.

Enfin, chez de nombreuses chenilles de Géométrides l'immobilisation se fait en extension, lorsque le corps ne tient plus au support que par les fausses pattes anales. Dans cette position le corps de la chenille fait avec la tige des plantes un angle semblable à celui que font les rameaux eux-mêmes. Comme par ailleurs ces chenilles sont souvent très fortement homotypes et homochromes, on comprend fort bien que le résultat soit une imitation tellement saisissante de la plante que l'homme puisse s'y tromper ; le récolteur s'y trompe en effet bien souvent. On en a conclu, peut-être bien hâtivement, que la larve en retirait une protection sensible (1). L'expérience seule pourra trancher la question, mais il faut faire ressortir dès maintenant que la protection obtenue, si elle est réelle, nécessite la combinaison d'une attitude, d'une forme et d'une couleur. Si l'on pense que forme et couleur au moins sont déjà par eux-mêmes des éléments composites, on voit combien de facteurs ont dû être modifiés de façon concordante pour aboutir à un résultat utile.

### Les attitudes effrayantes.

Sans doute par crainte de tomber dans l'anthropocentrisme, relativement peu d'auteurs ont décrit, chez les larves, des attitudes effrayantes, homologues en quelque sorte des attitudes spectrales décrites chez la Mante religieuse par Fabre. Pourtant, si l'on en croit Hingston, ces attitudes doivent être assez fréquentes. Elles se rattachent à deux types bien différents.

Dans le premier la larve prend, devant le danger, l'attitude qu'elle aurait

1. F. Thomas, Ueber Schutzanpassang, Katalepsie und Tagesrhytmik bei Spannerraupen. *Biologia generalis*. XV, 1941, p. 75-108 (travail que je n'ai pas pu voir).

Source : MNHN, Paris

devant une proie. C'est ce que font les larves de Staphylinides supérieurs. Celles-ci, en cas de péril, redressent la tête, mandibules ouvertes, et arquent plus ou moins l'abdomen. Au lieu de charger, elles reculent, mais sans changer de position.

Dans le second, qui n'a été signalé que chez les chenilles (1), l'attitude effrayante (ou ne devrait-on pas dire « effrayée » ?) de la larve est tout à fait spéciale. Schématiquement elle se réduit à un mouvement du corps qui se redresse et se gonfle sur les côtés, souvent le tout s'accompagne de migra-

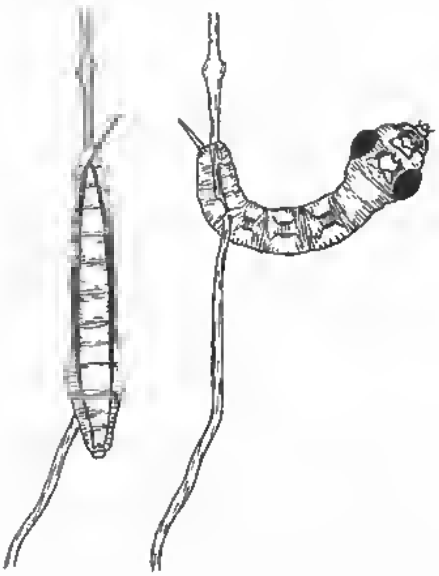


FIG. 81. — Chenille de *Leucorhampha*, en position de repos (à gauche) et en attitude effrayante (à droite) (d'après HINGSTON).

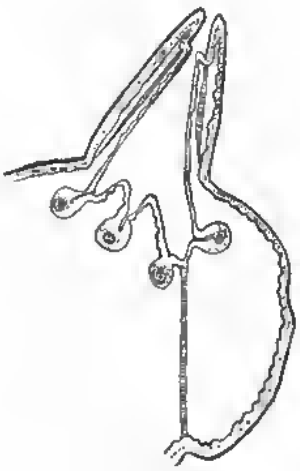


FIG. 82. — Glande répugnatoire de *Lina populi* L. (d'après GARB).

tions de pigments, si bien que la larve ressemble un peu à un Cobra dressé, prêt à frapper (fig. 81), et porte, comme lui, une tache très visible sur l'expansion en capuchon. Il n'y a pas lieu cependant de rapprocher, comme d'aucuns l'ont fait, cette attitude de celle du Serpent et d'y voir une copie. Et cela pour plusieurs raisons. Rien ne prouve que l'attitude de l'Insecte ait été acquise plus récemment que celle du Serpent. Si l'on tient compte des découvertes paléontologiques, tout semble montrer, au contraire, une extraordinaire constance du comportement des Insectes depuis des temps géologiquement très reculés. D'autre part il n'est que peu de Serpents qui présentent cette attitude particulière et rien ne prouve que ces espèces se rencontrent en compagnie des chenilles qui les copieraient ; enfin, et surtout, au moins pour nos vues humaines, la différence de taille entre modèle et copiste

1. R. W. SHELFORD, A naturalist in Borneo. London, Fisher Anwin, 1916, 331 p., 32 pl.

Source : MNHN, Paris

est telle que l'on ne voit guère comment une confusion pourrait se produire, malgré l'affirmation de Hingston selon qui les Singes sauraient reconnaître dans le museau de certains Fulgorides la parenté avec un museau d'Alligator et en marqueraient de la frayeur.

La corne érectile des larves de Sphingides et l'osmétérium des Papilionides peuvent aussi donner naissance à des attitudes effrayantes.

Mais il serait sans doute erroné d'interpréter l'osmétérium comme constituant, en son essence, une arme défensive. Schulze croit y avoir découvert, en effet, un organe spécial ; elle renfermerait une « glande ellipsoïde », qui, baignée par la circulation générale, puiserait dans le sang les substances toxiques dérivant des sucs végétaux absorbés avec la nourriture et les rejetterait au dehors. Ce serait à ces dérivés des alcaloïdes de la plante nourricière que serait due l'odeur rejetée par les larves effrayées. Il se pourrait évidemment que cette odeur effraye à son tour des agresseurs éventuels.

Quoi qu'il en soit, divers essais avec des Lémuriens ont montré que, dans certains cas au moins, les attitudes effrayantes repoussent réellement les prédateurs.

Parfois l'attitude effrayante « Schreckstellung », met à nu, expose ou provoque l'érection de glandes répugnatoires par leur odeur ou par la substance qu'elles projettent à distance. C'est ce qui s'observe chez les Nématines et les Cladéines parmi les Hyménoptères. Les larves frondicoles de ces tribus, en attitude effrayante, redressent en S tout l'arrière du corps et évaginent sur la face ventrale ainsi exposée une série de glandes paires.

On peut alors rattacher à ce type d'attitude le cas des larves pourvues de saillies évaginables, comme les saillies nucales des Agélines ; ces saillies pouvant être, le plus souvent, de nature glandulaire.

Enfin on a signalé que certaines chenilles de Birmanie, effrayées, agitent d'un mouvement rythmique les herbes qui les portent ; et on a admis qu'il s'agissait en l'occurrence d'une attitude effrayante.

### Autohématorrhée et rejet de sécrétions glandulaires.

Parmi les moyens actifs de défense, il faut signaler tout d'abord le rejet de sécrétions glandulaires toxiques ou répugnatoires. C'est ainsi que les larves de *Lina populi* L. sécrètent des liquides visqueux à odeur d'amandes amères. Ce liquide, contenu dans une série de réservoirs segmentaires (fig. 82), est très riche en aldéhyde salicylique (1). Beaucoup d'autres larves produisent des sécrétions comparables. Chez d'autres encore, les glandes ont dégénéré et, sur leur emplacement, peuvent s'ouvrir des orifices à autohématorrhée. Ce rejet d'un liquide comparable à du sang se fait souvent par la bouche, aux articulations des pièces buccales ou par les articulations des pattes et du thorax. La substance rejetée est fréquemment toxique ou caustique et entraîne l'abandon de la proie par des prédateurs. L'autohématorrhée

1. G. Garb, *Journ. Ent. Zool.*, VII, p. 88-97.

Source : MNHN, Paris

se retrouve chez des Hyménoptères et des Papillons : *Vanessa* ou *Deilephila*. Elle existe très souvent aussi chez les adultes.

Parfois la substance rejetée peut être projetée à une certaine distance, pouvant atteindre 20 cm. chez *Arctia caja* Fuessl. et jusqu'à 1 m. chez les larves de *Cimbex*. Le rejet s'opère par des glandes ventrales chez l'Hyménoptère *Croesus septentrionalis* L. et par des glandes dorsales chez *Perlhesia similis* Fuessl.

Tous les intermédiaires existent entre les orifices préformés comparables à ceux des *Cimbex*, situés en séries régulières au-dessus des stigmates ou ceux d'*Arge rosae* L., formant une paire d'orifices au sommet d'une ampoule supra-anale exsertile, et le cas des *Athalia* où les orifices préformés n'existent pas.

D'autre part, si la substance rejetée est presque toujours du sang, il y a des cas, comme chez les Lophyrides, où le rejet, qui se fait par la bouche, porte sur une sécrétion spéciale de glandes débouchant dans l'œsophage.

On peut rattacher au même dispositif le rejet, par certaines larves de Coccinellides, d'une abondante sécrétion cireuse qui recouvre plus ou moins complètement l'abdomen des larves, mais qui provient directement du régime coccidiphage de ces Insectes.

Analogues encore sont les rejets d'odeurs plus ou moins répugnantes, à l'odorat humain, par des larves comme celles d'*Hoplocampa*.

La répartition de tous ces modes de défense n'est pas quelconque. Malgré leur diversité de détail, ils ont quelques traits communs. On a pu montrer que, chez les organismes végétariens, ils coïncident avec une alimentation utilisant des végétaux à haute teneur en alcaloïdes ou en essences toxiques. Tout comme dans le cas de l'argenture du ventre des Poissons, signalée par Millot, il y a là, avant tout, un mode d'excrétion physiologique. Ce qui n'implique nullement, du reste, que ces manifestations extérieures soient sans utilité pour l'espèce ; mais cette utilité est toute secondaire et n'a pas contribué à l'établissement du mécanisme. Ces appareils sont très rares parmi les prédateurs. Lorsqu'on en rencontre, on peut toujours montrer qu'il ne s'agit que d'une transformation de substances anormales contenues par les proies consommées.

Dans quelques cas, beaucoup plus rares, la substance rejetée ne paraît pas dériver directement des substances alimentaires, mais suppose, pour sa formation, des réactions complexes. C'est le cas pour les chenilles d'un *Notodonta* qui rejettent de l'acide chlorhydrique et les larves de *Dicranura* qui peuvent sécréter jusqu'à 0,5 cc d'un liquide contenant 40 % d'acide formique. Chez certains Mycétophilides la sécrétion comporte de l'acide oxalique.

Le rejet par les larves de Simulies de longs filaments soyeux doit aussi être mentionné ici. Certes, dans les conditions normales, cette sécrétion sert avant tout à fixer les larves au substrat, au moyen d'une ancre élastique. Mais Grenier a pu montrer que lorsqu'elle était inquiétée par un Gammare,

Source : MNHN, Paris

la larve était susceptible de rejeter rapidement des fils de soie qui entravent l'agresseur et lui font abandonner la partie. Des auteurs anciens auraient même vu des Simulies se défaire ainsi d'alevins importuns.

### L'autotomie et la régénération.

On a souvent classé l'autotomie parmi les moyens de défense. Sans vouloir, naturellement, conserver cette interprétation, il n'en est pas moins commode de l'examiner ici. On sait que l'on désigne sous le nom d'*autotomie* la faculté

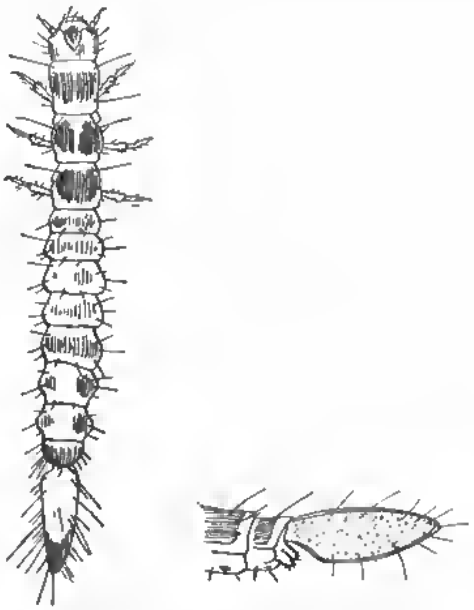


FIG. 83. — Larve de *Seraptia* et détail du segment caduc (d'après BÖVING et CRAIGHEAD).

qu'ont certains organismes, s'échelonnant des Coelentérés jusqu'aux Reptiles, de perdre par rupture un appendice ou une partie du corps soumise à une excitation telle qu'un pincement. Cette faculté peut, ou non, s'accompagner du pouvoir de régénération ; dans certains cas (chez certains Crustacés et Insectes) le *plan d'autotomie*, c'est-à-dire le niveau auquel, invariablement, l'amputation se réalise, est le siège d'importantes modifications anatomiques. Il peut s'y différencier une membrane, recoupant l'appendice, et qui intervient dans l'arrêt de l'hémorragie post-autotomique.

Chez les larves d'Insectes l'autotomie est un phénomène rare, jamais accompagné de l'existence d'une membrane d'autotomie. Il est surtout répandu chez les Insectes aquatiques : les larves d'Éphéméroptères peuvent perdre de la sorte leurs pattes, leurs cerques filiformes et leurs lamelles

Source : MNHN, Paris

trachéobranchiales ; les larves d'Odonates autotomisent leurs lamelles terminales. Dans les deux cas l'organe autotomisé régénère après l'amputation.

Parmi les Insectes terrestres, l'autotomie ne paraît signalée que chez les larves des Coléoptères *Scraptiidae*. Chez ceux-ci le neuvième segment abdominal porte une vaste expansion tergale en ampoule ; or celle-ci est caduque

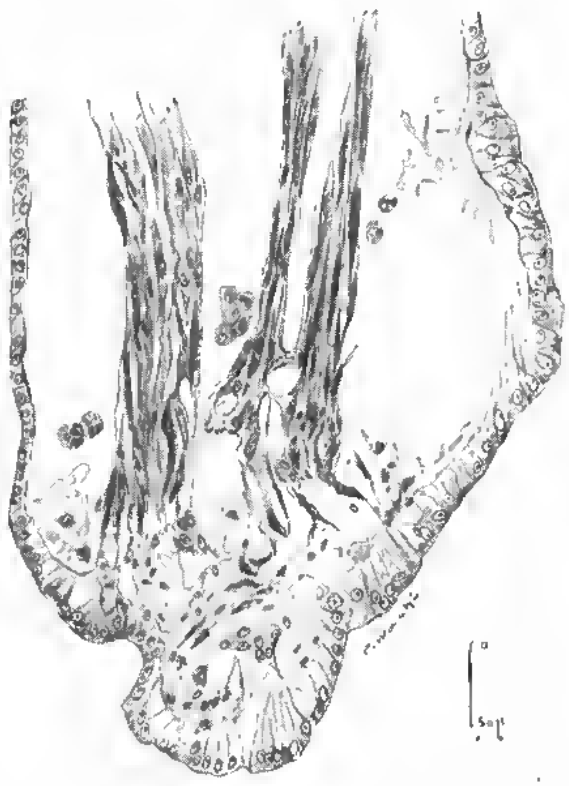


FIG. 84. — Blastème de régénération d'une patte larvaire d'*Aeschna*.

et, d'après PERRIS, se détache au premier choc. Pour autant que l'on sache, cette ampoule, dont le rôle est inconnu, ne régénère jamais (fig. 83).

L'expérience a montré que le pouvoir de régénération des larves d'Insectes est très élevé ; il ne se limite du reste nullement aux organes autotomisables. On peut amputer une larve de *Chloeon* de toutes ses pattes et de toutes ses lamelles branchiales, celles-ci, dès la mue suivante, présenteront un début de régénération. La vitesse de régénération, qui, au début, est bien plus grande que la vitesse de croissance normale, décroît rapidement au fur et à mesure que le nouvel organe prend des dimensions voisines de celles de l'organe normal. Cette vitesse paraît indépendante du nombre d'organes

Source : MNHN, Paris

en régénération et constitue une caractéristique de l'organe, tout comme l'est la vitesse de croissance relative.

Au point de vue histologique, le nouvel organe se forme à partir d'un amas de cellules indifférenciées qui viennent se grouper sous le caillot cicatriciel, ce caillot comprenant des cellules sanguines et des débris cellulaires divers (fig. 84). On discute encore sur l'origine de certaines des nouvelles formations qui, lors de la régénération, viennent refaire l'ancien organe, mais il semble bien que dans divers cas, par exemple pour les nerfs, la régénération se fasse à partir de la face de section de l'ancien organe.

Si, le plus souvent, la régénération donne naissance à une nouvelle formation semblable à l'ancienne, il est des cas où le régénérat diffère de l'organe à régénérer. On parle alors de régénérats atypiques. Lorsque le régénérat, tout en différant de l'organe amputé, reproduit un autre organe normal de l'animal, on parle d'hétéromorphose ou d'homéose. D'une façon très générale l'organe homéotique est semblable à une formation située en arrière de l'organe amputé. L'homéose est très rare chez les larves, mais MEGUSAR a interprété en ce sens des cas de régénérations atypiques de l'œil largement cautérisé de larves de *Tenebrio*. Le nouvel organe aurait l'aspect d'une antenne.

Pour être très étendue, et indépendante de l'autotomie, la régénération n'en est pas moins très inégalement répartie. Il est des larves, en particulier les larves de Phytophages à nombre de mues très faible, qui ne présentent pas de régénération. D'autres ont une régénération faible et lente ; d'autres enfin peuvent régénérer non seulement des appendices, mais encore jusqu'aux derniers segments de l'abdomen.

Source : MNHN, Paris

# VIII. — LES LARVES AQUATIQUES

Si l'Insecte doit être considéré comme essentiellement terrestre, tous les ordres principaux renferment des formes devenues, à un stade ou à un autre de leur ontogenèse, secondairement aquatiques.

Certains ordres sont même redevenus exclusivement, ou presque exclusivement aquatiques, tels les Odonates, les Éphéméroptères, les Plécoptéres, les Trichoptéres, es Mégaloptéres. D'autres comportent de grands groupes ayant ce mode de vie : les Hydrocanthares des Coléoptères, les Culicides des Diptères. Chez les Lépidoptères (1) et les Hyménoptères la vie aquatique n'est, par contre, le fait que de quelques rares représentants ; et encore ces formes vivent-elles le plus souvent au cœur des plantes submergées, ou dans le corps d'autres larves, et ne peuvent pas faire figure de vrais aquatiques ; les adultes seuls, qui peuvent pénétrer volontairement sous l'eau, et dont certains, parmi les Hyménoptères, savent même nager au moyen de leurs ailes, méritent le nom d'aquatiques. Chez quelques chenilles aquatiques, pourtant, *Hydrocampa*, *Calaclysta*, *Paraponyx*, on assiste à la construction d'un abri, tantôt fixe et tantôt mobile ; mais, sauf chez les *Paraponyx* et *Nymphula* dont le corps est couvert de trachéobranchies, la respiration se fait à travers tout le revêtement du corps et l'éthologie ne présente pas de caractères particuliers. Certaines chenilles torrenticoles : *Elophila* en Amérique, *Aulacodes* en Chine et aux Indes, se tissent un abri soyeux sur les pierres rugueuses, dans les rapides. L'abri est tapissé d'algues, nourriture des larves (2). Nous avons observé une chenille creusant ses galeries dans le rhizome des *Aponogelon* fixés aux pierres des torrents de montagne, à Madagascar.

Le caractère hygrophile de l'immense majorité des Insectes, conséquence de leur très faible taille, qui accroît considérablement le rapport $\frac{\text{surface}}{\text{volume}}$ et favorise l'évaporation, explique en partie ce retour à l'eau comme milieu vital. Ce besoin est si fort que toutes les formes d'eau sont utilisées, depuis les grands lacs, jusqu'à la mince lame d'eau qui revêt les barrages, l'eau de fonte des neiges comme les eaux thermales, l'eau de mer, celle des chotts, comme l'eau des urnes de Népenthacées. Il existe aussi des formes de transition entre terrestres et aquatiques, vivant dans les sols extrêmement

1. Cf. K. Berg, Contributions to the biology of the aquatic moth *Acentropus niveus*. *Vid. Medd. Dansk. For. København*, CV, 1942, p. 60-139.
2. S. L. Hora, *Rec. Ind. Museum*, XXXVI, 1934, p. 339-344, 1 pl.



Source : MNHN, Paris

humides, tels le Chironomide *Bryosphaenocladius subvernalis* Edw. et même certains Anisoptères de Madagascar.

Et, dans les régions tropicales, à atmosphère saturée d'humidité, certaines larves, appartenant à des groupes pourtant franchement aquatiques, peuvent vivre dans le terreau humide formé par les Fougères, telles certaines espèces de *Megalagrion* des îles Hawaï, dont les lamelles branchiales caudales sont épaissies et parfois velues.

Mais la répartition des diverses espèces n'est pas indifférente. Chacun de ces milieux si variés abrite une faunule spéciale, présentant souvent des caractères adaptatifs : morphologiques, physiologiques ou biologiques, en rapport avec leurs propriétés particulières.

La limite entre les formes aquatiques et les formes hygrophiles est souvent très difficile à établir. Certaines espèces, sans vivre au contact de l'eau, passent

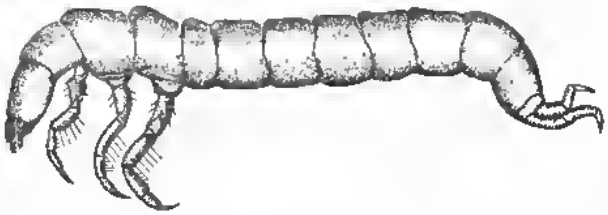


Fig. 85. — Larve de *Polycentropus flavomaculatus* Pict. (d'après Lestage).

pourtant leur existence enfoncées sous l'eau. Telles sont les larves d'un Charançon hindou signalé par Annandale et qui se développe au centre des lacunes des tiges submergées de *Limnanthemum* (1). Nombre d'autres Charançons ont une biologie analogue.

Au point de vue de leur répartition générale dans les eaux, les larves peuvent se classer en trois types :

*Les larves de surface.* Ce sont des formes toujours capables de nager, surtout des larves de Diptères Culicides et Chironomides. Elles ne sont liées à la surface que par le besoin de renouveler constamment, au contact de l'atmosphère, leur réserve gazeuse. Elles ne méritent donc qu'à peine le nom de plancton, qui leur a souvent été donné, mais comme le plancton, il en est (*Corethra* en particulier) qui présentent des migrations verticales quotidiennes et saisonnières ; sans parler de plongées en cas d'alerte. Ces descentes les entraînent parfois jusque dans des niveaux à très faible teneur en oxygène (2), vers 150 m. de profondeur. Dans le cas des plongées quotidiennes, les larves remontent renouveler en surface leur provision d'oxygène, de nuit. Tous les éléments de ce groupe se nourrissent de proies vivantes de très petite taille, qui constituent, elles, le véritable plancton.

1. N. Annandale et C. A. Paiva, Notes on the freshwater fauna of India, VI. *Journ. As. Soc. Bengal*, II, 1906, p. 197-200, 1 fig.

2. F. Ruttner, Beobachtungen über tägliche Vertikalveränderung des Planktons in tropischen Seen. *Arch. Hydrobiol.*, L, 1943, p. 474-492.

Source : MNHN, Paris

*Les larves de mi-eau.* Toujours nageuses également, respirant en général par l'intermédiaire d'une réserve d'air renouvelée de temps à autre en surface (*Dytiscus*), mais pouvant aussi utiliser l'oxygène dissous. Elles sont presque toujours activement prédatrices et sont relativement peu nombreuses, appartenant surtout aux Coléoptères.

*Les larves de fond.* Plus souvent marcheuses que nageuses, utilisant les modes de respiration les plus variés, elles ont aussi des régimes très divers. Elles comptent beaucoup de carnivores, mais aussi des herbivores, des mangeuses de détritus ou de vase (pélophages). C'est le groupe le plus varié et le plus abondant, celui aussi chez lequel les diverses adaptations respiratoires que nous étudierons sont le plus remarquables.

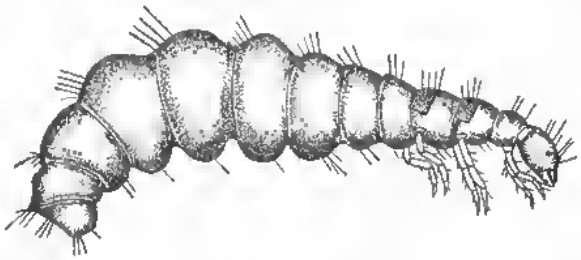


FIG. 86. — Larve d'*Hydroptila Mac Lachlani* Klap. (d'après LESTAGE).

C'est qu'en effet, en dehors d'un certain nombre d'adaptations à des biotopes particuliers que nous allons passer en revue, les larves aquatiques ont à résoudre en commun deux problèmes généraux, correspondant à la vie dans l'eau : les problèmes de la locomotion et de la respiration. Les adaptations très diverses, correspondant à ces fonctions, méritent une étude particulière.

### Les eaux thermales et salées.

Si l'on trouve des larves dans l'eau de fonte des glaciers, à des températures à peine supérieures à 0° C, d'autres vivent aussi dans les eaux thermales, chaudes. La limite supérieure de la température paraît être de 50° C. pour les Cératopogonides et les Chironomides, de 47° C pour de nombreux Stratiomyides et quelques Dytiscides, de 43° C. pour les Tabanides, le genre *Ephydra* et l'Odonate *Mesothemis simplicollis*, de 39° C pour le *Culex tarsalis* Coq. (1). Ces températures élevées paraissent non seulement supportables, mais encore nécessaires à certaine espèces, car, dans les eaux chaudes algériennes, on a pu établir que certains *Bidessus* ne se rencontraient plus dans les eaux à moins de 38° C.

1. C. T. BRUES, The Insect fauna of thermal springs. *Trans. 4th Internat. Congress of Entomology*, Ithaca, 1928, p. 236-240 (voir aussi de nombreuses autres publications du même auteur).

Source : MNHN, Paris

La vie dans les eaux thermales n'est pas conditionnée seulement par la température de ces eaux, car celles-ci sont en général très peu oxygénées, présentent une gamme d'acidité très étendue et sont riches en sels. La présence d'hémoglobine, si fréquente chez les larves de Chironomides des eaux thermales, serait, pour Brues, en rapport avec la faible teneur en oxygène de ces eaux. Ce même auteur a établi l'importance du pH pour la répartition des larves thermophiles. C'est ainsi que le *Culex tarsalis* Coq. recherche des eaux alcalines, et peut s'accommoder d'un pH de 9,4. Il est encore dépassé par l'*Aedes natronius* Edw. qui accepte des eaux à pH supérieur à 10, 5 (1). Les Stratiomyides, au contraire, préfèrent des eaux acides dont le pH oscille autour de 6. Parmi ces larves de Stratiomyides, celles des *Odontomyia* s'accommodent aussi d'eaux salées, tolérant une densité de 1021. On passe ainsi insensiblement des habitants des eaux thermales à ceux des eaux saumâtres et salées. A vrai dire beaucoup de larves qui, en apparence, évoluent dans des eaux saumâtres, sont en réalité localisées aux eaux douces. En effet, dans les estuaires, les marais salants, etc., le mélange des eaux de densités différentes ne se fait pas facilement et il subsiste toujours des nappes ou des poches d'eau douce (2). Mais il existe bien d'autres milieux : certains lacs, les chotts et sebkhras, les rock-pools, les eaux minérales, où la salure est fort appréciable. Il ne semble pas que la nature même des sels dissous ait une grosse importance, mais la plupart de ces milieux sont remarquables par l'amplitude des variations de leur salinité, selon la sécheresse, la température, etc. Les larves montrent des aptitudes très inégales à suivre ces changements de densité de leur milieu. Du reste, la faune des eaux saumâtres présente des lacunes considérables. Les Diptères, les Hydraenides, y sont fort bien représentés, comme, à un moindre degré pourtant, les Trichoptères. Par contre les Plécoptères, les Mégaloptères, les Odonates semblent les éviter dans une très large mesure, ces derniers ne comptent que quelques espèces capables de survivre en eau saumâtre (3). Chez certains la résistance est prodigieuse. L'*Aedes detritus* Edw. des cuvettes littorales survit dans de l'eau salée à 1060. Gauthier a trouvé des larves d'*Aedes* en bordure du Sahara algérien et tunisien, dans de l'eau à 1058 et des larves de Diptères Brachycères dans de l'eau à 1050 (4). Le point extrême de cette tolérance de salures variables est fourni par les Chironomides et les *Ochlhebius* des rock-pools. On désigne sous ce nom les petites cuvettes creusées dans les falaises des côtes rocheuses, remplies par les embruns et lavées par les pluies ; elles ont une salure très faible, mais elles sont exposées aussi à être desséchées par le soleil et à ne plus contenir qu'une croûte de sel. Ce sont donc des habitats très peu favorables à la vie animale. Plusieurs

1. G. H. E. Hopkins, Mosquitoes of the Ethiopian Region. I. Londres, 1936, 250 p., 158 fig.
2. R. Paulian et H. Morel, Etude bionomique du polder de l'Aber. *Trav. Stat. Biol. Roscoff*, XV, 1937, p. 1-12, 1 carte.
3. J. Stammer, Die Fauna des Timavo. *Zool. Jahrb. Abt. Syst. Oekol.*, LXIII, 1932, p. 521.
4. H. Gauthier, Recherches sur la faune des eaux continentales de l'Algérie et de la Tunisie. Alger, 1928.

Source : MNHN, Paris

espèces, cependant, y vivent ; certaines y sont même localisées, comme l'*Ochthebius algicola* Woll. de Madère. D'Orchymont insiste sur la rareté de cette espèce et l'oppose à la très grande abondance d'une espèce voisine, l'*O. Heeri* Woll., qui partage son habitat, mais s'installe aussi dans la mer même, lorsque les rock-pools se dessèchent (1). Il ne semble pas que les habitants des eaux à salure variable présentent de caractères morphologiques adaptatifs communs, mais ils ont en propre certains mécanismes physiologiques complexes, remarquables, qui ont été analysés de près sur des larves de Diptères, Culicides et Chironomides (2). L'étude de larves vivant normalement

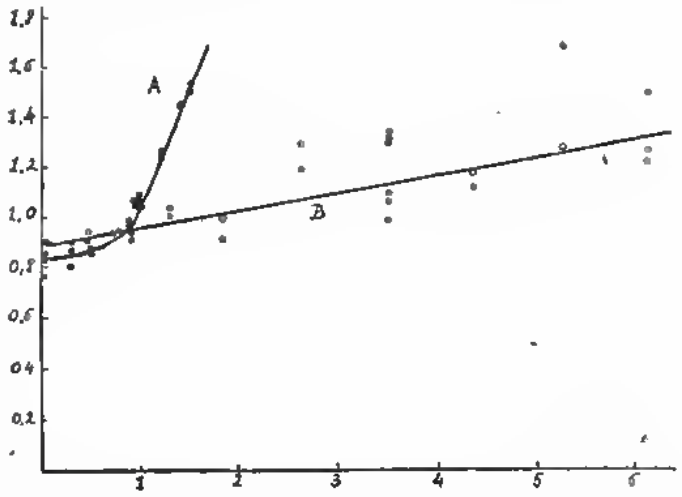



Fig. 87. — Variation de la pression osmotique du milieu intérieur (en ordonnées) en fonction de la pression osmotique du milieu extérieur (en abscisses), chez *Aedes aegypti* L. (*A*) et *Aedes detritus* Edw. (*B*) (d'après Wigglesworth).

dans l'eau douce ou très peu salée montre qu'elles absorbent sans cesse l'eau par leurs papilles anales, seule partie du corps dont le revêtement soit perméable, au moins dans certaines espèces. En effet, il existe les plus grandes différences dans la perméabilité de la cuticule des diverses espèces de Chironomides. Ces différences ne tiennent pas à l'épaisseur de la couche tégumentaire. Pour partie, elles sont sous la dépendance des propriétés de l'épicuticule. Pour partie, elles dépendent des substances surajoutées à la chitine dans l'exocuticule. La perméabilité résultante, qui est très élevée chez *Chironomus*, très faible chez *Corethra* et *Glyptotendipes*, varie avec l'âge ; de plus

1. A. d'Orchymont, Les Palpicornia des îles Atlantiques. *Mém. Mus. R. Hist. Nat. Belgique*, (2) XX, 1940.

2. V. B. Wigglesworth, The regulation of osmotic pressure and chloride concentration in the haemolymph of Mosquito larvae. *Journ. Exp. Biol.*, XC, 1938, p. 235-245, 6 fig. — H. J. Koch, The absorption of chloride ions by the anal papillae of Diptera larvae, *eod. op.*, XV, 1938, p. 152-160, 1 fig.

Source : MNHN, Paris

elle est sélective et sous la dépendance de l'acidité du milieu et de sa salure. Enfin elle n'est pas nécessairement plus faible que la perméabilité de la chitine pure, car certains des constituants de l'exocuticule l'élèvent considérablement (1).

L'eau est rejetée par les tubes de Malpighi.

Chez les *Chironomus* et les *Culex* les papilles sont aussi le siège de l'absorption des chlorures, qui se fait même à partir de solutions très diluées, à $\frac{M}{1.000}$ par exemple. L'importance d'une telle absorption est énorme chez les Chironomes, car les chlorures diffusent continuellement du dedans vers le dehors, par toute la surface du corps. L'intervention des papilles dans ces échanges, chez les *Culex*, leur fait subir directement l'action de la salinité du milieu ;

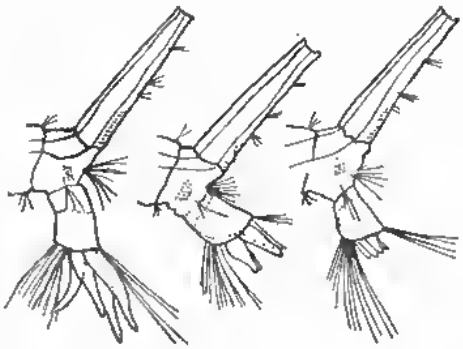


FIG. 88. — Papilles anales de *Culex pipiens* L., élevé dans l'eau pure, une solution de NaCl à 0,006 % et une solution de NaCl à 0,65 % (de gauche à droite) (d'après WIGGLESWORTH).

plus la concentration du milieu est élevée, plus les papilles sont réduites (fig. 88). Des larves accoutumées à un milieu très salé, ayant par conséquent des papilles anales très courtes, transportées dans un milieu à concentration plus faible, n'absorbent plus que très difficilement les chlorures.

Cependant, la salinité n'intervient pas, seule, sur la longueur des papilles anales, car l'acidité de l'eau paraît avoir une influence appréciable ; les papilles seraient particulièrement longues dans les eaux acides (2).

La pression osmotique du sang des larves d'*Aedes aegypti* L., très euryhalin, et de *Culex pipiens* L., plus sténohalin, correspond à une solution à 7,5-8,9 ‰ de chlorure de sodium, mais les chlorures n'entrent dans ce chiffre que pour environ un tiers. En milieu hypertonique ces larves résistent jusqu'à une concentration en NaCl de 16 ‰. A ce moment la barrière tombe brusquement, leur pression osmotique subit un accroissement très brusque et les larves meurent. L'*Aedes aegypti* L. supporte mieux les diminutions

1. W. J. ALEXANDROV, Permeability of Chitin in some Dipterous larvae and the method of its study. *Acta Zool.*, XVI, 1935, p. 1-19.

2. J. CALLOT, Culicides des eaux acides d'Auvergne. *C. R. Soc. phys. biol.*, XVIII, 1944, p. 149-150.

Source : MNHN, Paris

de pression du milieu extérieur. A jeun, dans l'eau distillée, sa pression interne ne tombe que jusqu'à 6,5 ‰. La diffusion des chlorures est très considérable, leur pression partielle tombant de 3 ‰ à 0,5 ‰, mais cette perte est compensée par une libération massive d'acides aminés, mis en circulation dans l'hémolymphe (fig. 87).

Les formes des eaux sursalées, comme l'*Aedes detritus* Edw., maintiennent leur pression interne à 13 ou 14 ‰, même avec des concentrations extérieures de 60 ‰ NaCl. Pour ces larves, les compensations entre le milieu extérieur hypertonique et le milieu intérieur s'établiraient, d'après Beadle (1), plus grâce aux mouvements de sels que par perte d'eau. Dans les solutions hypertoniques la perte de chlorures est compensée par la libération d'autres substances. La surface du corps étant imperméable, les échanges se font par le tube digestif ; le rejet des sels serait localisé aux tubes de Malpighi. Il est à noter aussi que les larves de ce Moustique habitant des eaux très salées, accumulent les chlorures beaucoup moins activement que ne le font les larves d'espèces voisines, habitants normaux des eaux douces.

Chez les larves d'Éristales le tégument général est remarquablement imperméable, les échanges d'eau et de sels se faisant par les papilles anales exsertiles au sommet de la queue (2).

D'après Alsterberg (3) ces papilles anales, qu'il nomme branchies, chez les larves limnophiles de Syrphides serviraient surtout au rejet du $CO^2$ respiratoire.

La vie dans les eaux chargées en sels entraîne parfois de remarquables caractères morphologiques. Ainsi les larves de *Pericoma* (Diptères) dans les eaux riches en sels de calcium forment des dépôts de calcaire sur des saillies cuticulaires. Chez divers Stratiomyides comme les *Sargus*, les dépôts de calcaire affectent la forme de verrues disposées dans des dépressions superficielles du tégument, étroitement unies à la cuticule et pouvant former jusqu'à 75% de celle-ci. Il semble que ce dépôt se fasse par l'intermédiaire des tubes de Malpighi (4).

Il faut remarquer que l'on ne peut pas considérer que toutes les larves observées dans une eau saumâtre ou salée, en bonne santé apparente, y sont réellement dans des conditions physiologiques satisfaisantes. Ainsi Osburn a reconnu que si les larves d'Odonates peuvent parfois supporter des eaux salées de densité 1,01 et vivre fort bien, elles ne peuvent toutefois pas subir leur métamorphose dans ces conditions. La nature du phénomène inhibiteur

1. L. C. Beadle, Regulation of the haemolymph in the saline water Mosquito larva *Aedes detritus* Edw. *Journ. Exp. Biol.*, XVI, 1939, p. 346-362, 5 fig.

2. A. Krogh, Some experiments on the osmoregulation and respiration of *Eristalis* larvae. *Entom. Meddel.*, XXIII, 1943, p. 49-65, fig.

3. G. Alsterberg, Beiträge zur Kenntnis der Anatomie und Biologie der limnophilen Syrphidenlarven. *Biol. Zentrabl.*, LIV, 1934, p. 1-20.

4. G. W. Müller, Kalk in der Haut der Insekten und die Larve von *Sargus cuprarius* L. *Zeits. Morph. Oekol. Tiere*, III, 1925, p. 542-566.

Source : MNHN, Paris

n'a pas été élucidée, mais son existence même a une très réelle importance écologique (1).

**La mer.**

Des habitants des eaux saumâtres on passe tout naturellement aux larves marines. Parmi celles-ci deux catégories très distinctes doivent être établies.

Les unes, s'il est exact qu'elles habitent les niveaux recouverts au moins périodiquement par la mer, ne sont pourtant jamais en contact avec l'eau dans les conditions normales. C'est le cas des larves de Coléoptéres, comme *Aepus*, *Aepopsis*, *Micralymna*, qui habitent les fissures de rochers de la zone intercotidale, en compagnie d'Annélides, de Myriapodes et de Chernètes, et qui, plongées dans l'eau de mer, s'y noient en quelques heures. Les larves de *Cillenus*, *Heterocerus* et *Bledius*, qui creusent des terriers compliqués dans les argiles salées, se noient aussi rapidement. Sans doute les larves de Curculionides Ectemnorrhinides, découvertes et étudiées par JEANNEL sur la côte des Kerguelen, sont-elles soustraites également au contact direct de l'eau, qui les ferait vraisemblablement périr. Un cas extrême de cet isolement au sein même de la mer est réalisé par le Chrysomélide *Macroplea*, qui vit en quelques points abrités du littoral de la Baltique et qui enfonce ses stigmates montés sur crochet dans les tissus végétaux submergés, établissant ainsi une continuité absolue entre leur masse gazeuse et son atmosphère interne.

Mais il existe aussi, parmi les Diptères, un certain nombre de formes dont les larves vivent directement dans l'eau de mer, sans s'y soustraire, même pour respirer. Le plus grand nombre, appartenant surtout aux Culicides, Chironomides, Éphydrides et Tipulides (2), habite la zone intercotidale. Quelques-unes s'abritent dans les algues filamenteuses, Conferves et Entéromorphes, ou dans les Lichens qui marquent sur les rochers la limite supérieure des marées : *Pelvetia* et *Lichina* ; d'autres vivent dans la vase des slykkes d'estuaire, en compagnie des *Corophium*. On en trouve sur les bouées, les phares, les piliers d'estacade, les plages et les falaises et jusque sur les coques de navires. En général carnivores, elles ne montrent pas d'adaptations spéciales.

La vie des larves des Chironomides *Clunio* et *Thalassomya* à des niveaux qui ne découvrent qu'aux basses mers de vive eau, par l'obligation pour les adultes d'éclore au moment où les pupes sont découvertes, impose à ces espèces une adaptation au rythme des marées, et, par conséquent, un accord entre leur cycle et les révolutions lunaires. Tout se passe comme pour nombre d'Annélides marins (3).

1. R. C. OSBURN, Observations and experiments on Dragonflies in brackish water. *Amer. Nat.*, XL, 1906, p. 395-399.

2. PLYMOUTH MARINE FAUNA. — R. POISSON, Sur la biologie de *Geranomyia unicolor* Hal. Livre Centenaire Soc. Entom. France, 1932, p. 311-320, fig. — E. SÉGUY, Un nouveau Diptère *Molophilus Pauliani* nov. sp. sur le littoral de la Manche. *Bull. Labor. marit. Dinard*, XXIV, 1942, p. 76-80 ; fig.

3. R. CHEVREL, Sur un Diptère marin du genre *Clunio* Haliday. *Arch. Zool. exp. gén.*, XXVIII, 1894, p. 583-598 ; eod. op., (4), I, 1903, p. 1-29.

Source : MNHN, Paris

D'autres larves marines vivent réellement dans la mer, bien au delà de la zone de balancement des marées. Elles ont été étudiées dans le Pacifique par Buxton (1) ; on en connaît aussi des mers d'Europe. Ainsi à Port-Erin, dans l'île de Man, Moore (2) signale des larves planctoniques de *Cricotopus fucicola* Edw. Un peu plus tôt Edwards (3) a donné une étude d'ensemble des Chironomides franchement marins. Il n'en existe du reste qu'un très petit nombre. Nous pouvons citer l'*Orthocladius oceanicus* Packard, dragué par des fonds de trente brasses aux États-Unis ; le *Trichocladius variabilis* Staeger, des eaux norvégiennes et écossaises, dont la larve se développe dans les frondes creuses des Entéromorphes ; le *Camponlia cruciformis* Johns., décrit comme un Annélide par Johnston en 1830, et première larve marine d'Insecte connue ; les *Tanytarsus halophilae* Edw. et *maritimus* Edw. et le *Pontomyia natans* Edw. des lagons de Samoa. D'autres espèces, voisines à l'état adulte, ne sont connues que par leurs imagos ; il est probable que leurs larves seront découvertes dans la mer.

Parmi ces espèces, le *Pontomyia* est remarquable par son genre de vie. Tous les stades vivent dans l'eau de mer. La larve se construit entre les feuilles de l'*Hydrocharitaceae* : *Halophila ovalis* J. D. Hook., un tube de boue très fragile ; elle se nourrit apparemment de Diatomées, mais les feuilles d'Halophiles sont souvent creusées de trous qui sont peut-être aussi son œuvre.

Les rares études sur la répartition verticale des Insectes à larves marines montrent un très rapide appauvrissement de la faune avec des profondeurs croissantes. D'ailleurs cette faune est toujours pauvre. En dehors de ces larves de Diptères et (4) de celles de quelques espèces de Coléoptères du genre *Ochthebius* on ne connaît, en fait de larves marines, que celles du Trichoptère *Philanisus plebejus* Walk. qui, d'après Hudson, vit dans des trous de rochers de la côte néozélandaise, au niveau des basses mers (5). Peut-être faut-il y joindre quelques représentants d'autres genres : *Oxyethira*, *Molanna*.

On peut aussi ranger parmi les larves marines les larves de *Dolichopodidae* observées par Roubaud dans les Balanes et les larves d'Ephydrides et d'Anthomyides rencontrées dans la cavité branchiale de divers Crabes.

### Les torrents.

Beaucoup d'organismes aquatiques se rencontrent exclusivement dans les eaux à cours rapide : torrents, cascades, etc. ; on en observe jusque sur les faces rocheuses presque verticales, recouvertes par une mince pellicule

1. P. A. Buxton, The colonisation of Sea by Insects, with an account... *Proc. Zool. Soc. London*, 1926, p. 807-814.

2. H. B. Moore, Marine fauna of the Isle-of-Man. *Proc. Trans. Liverpool Biol. Soc.*, I, 1937, 293 pp., 3 cartes.

3. F. W. Edwards, On marine *Chironomidae* (Diptera) with descriptions... *Proc. Zool. Soc. London*, 1926, p. 779-806, fig.

4. J. Colman, On the faunas inhabiting intertidal seaweeds. *Journ. Mar. Biol. Assoc.*, XXIV, 1940, p. 129-185, fig.

5. G. V. Hudson, New-Zealand Neuroptera. Londres, 1904.

Source : MNHN, Paris

d'eau, des cascades et des rapides ; c'est même l'habitat préféré de nombreuses larves de Diptères comme les Blépharocérides.

L'attraction présentée par les torrents tient sans doute à des facteurs physiques : basse température à peu près constante et teneur en oxygène élevée (1), car ces milieux sont pauvres en ressources alimentaires et par suite peu favorables à la vie animale. Les torrenticoles peuvent supporter des températures très basses. D'après HUBAULT, dans les Alpes, les larves de *Phaenocladius* habitent des eaux à 0,5° C ; au Scoresby Sund, REMY a trouvé un Chironomide dans l'eau de fonte d'un glacier ; dans le Grand Atlas j'ai récolté des larves de Chironomides et de Trichoptères au pied d'un névé. Mais les torrenticoles ne se bornent pas à supporter les basses températures : ils sont sténothermes, c'est-à-dire qu'ils ne peuvent tolérer d'écarts de température sérieux. Ils doivent donc se cantonner dans les eaux à température constamment froide.

D'autre part, la vie dans des nappes d'eau en mouvement rapide n'est pas possible pour tout animal simplement sténotherme. HUBAULT a insisté à plusieurs reprises, à très juste raison, sur le fait que le courant réel, qui est supporté par l'animal, est très généralement plus faible que le courant apparent. Malgré cette réserve il existe encore des courants biologiques d'une force très appréciable. Comment le courant agit-il sur les torrenticoles ? On discute, pour des raisons théoriques, si le courant modèle directement la forme de ses habitants ou s'il élimine les inaptes ; mais l'aspect extérieur des torrenticoles montre une indiscutable homogénéité. STEINMANN avait établi une liste de onze caractères adaptatifs propres aux organismes des torrents. HUBAULT a vigoureusement élagué ce catalogue et en a isolé l'essentiel. Pour lui, les espèces torrenticoles seraient adaptées statistiquement à leur milieu par les traits suivants :

1) elles sont aplaties dorso-ventralement, sauf, parfois, les formes de petite taille qui restent convexes (larves de *Limnius* ou de *Baetis*, par exemple). De bons exemples sont fournis par les Diptères Blépharocérides et les Coléoptères : *Helmis*, *Eubria*, *Psephenium* ;

2) elles sont de taille réduite. On a voulu l'expliquer en considérant la pauvreté des torrents en ressources alimentaires, comme aussi l'action directe des courants ;

3) elles ont des dispositifs de fixation ;

4) elles ont des appareils de lest ou de freinage.

Les dispositions 3) et 4) supposent des modifications morphologiques plus ou moins profondes qu'il est intéressant d'examiner séparément.

*Dispositifs de fixation.* — On en rencontre chez les larves d'Éphéméroptères où les *Rhithrogena* emploient leurs branchies abdominales comme ventouses, tout comme certains Poissons emploient leurs nageoires pectorales. Chez les larves de Trichoptères, les *Rhyacophila* portent, à l'extrémité de

1. Au point de vue physique, la teneur d'une eau en oxygène dissous varie en sens inverse de la température, mais il est probable que celle-ci agit aussi directement sur les organismes.

Source : MNHN, Paris

l'abdomen, deux forts crochets chitineux articulés sur une pièce basale dont un angle est prolongé en longue tige sclérifiée ; la pince formée par chacun de ces crochets avec la tige correspondante assure une prise d'autant plus sûre que sa concavité s'orne de denticulations. Chez les larves d'Helmides, les crochets qui terminent l'opercule de la cavité branchiale anale permettent aussi une solide fixation au substratum. Les épines des pattes des larves d'*Helodes* peuvent, sans doute, elles aussi, jouer le même rôle.

Mais c'est chez les Diptères que ces dispositifs prennent le plus d'ampleur. Hubault voit dans les prolongements de la larve de *Phalacrocera replicata* Schumm. des organes de fixation ; comme ceux-ci se retrouvent chez des larves de Diptères terrestres ou limnicoles telles que le Cératopogonine *Kempia fusca* (Meig.) Winn., et chez des larves d'Haliplides également limnicoles, on ne peut leur accorder aucune signification adaptative. Mais d'autres larves sont munies de véritables crochets ; ainsi les larves de *Phaenocladius* ont des pseudopodes armés de couronnes de crochets dont les deux postérieurs sont particulièrement développés. Des essais expérimentaux de Hubault lui ont permis de s'assurer de l'efficacité de ce dispositif d'accrochage.

Chez les Simulies les larves emploient des amarres de soie, après avoir fabriqué sur le substrat un disque de soie gluante et en avoir tissé d'autres sur les crochets de leurs couronnes de fixation. Certains Trichoptères, comme *Micrasema* et *Oligoplectrum*, emploient aussi des amarres de soie.

Les larves de Blépharocérides se fixent au rocher par de véritables ventouses abdominales ; d'après Ulmer et Thienemann, les fourreaux de *Lithax* et de *Drusus*, exactement accolés au substrat, pourraient aussi fonctionner comme des ventouses.

*Dispositifs de freinage.* — Ceux-ci ne se rencontrent que chez ceux des Trichoptères dont les larves s'abritent dans un fourreau. Le choix apparent de graviers dans les constructions des torrenticoles ne tient pas, comme on l'a écrit, à une adaptation au courant, mais à la rareté des matériaux d'origine végétale, plus légers, dans les eaux agitées. Mais de nombreux fourreaux de torrenticoles semblent bien adaptés à la vie dans les eaux courantes. Les uns, comme ceux des Molannides, sont aplatis dorsalement, ne présentant qu'une très faible prise au courant. Chez les *Goera*, *Silo*, *Lithax*, le fourreau est bâti de fins grains de sable et flanqué de chaque côté de gros graviers plus lourds qui lestent et surbaissent à la fois le fourreau. La construction des *Drusus* est surchargée, elle, de matériaux végétaux.

A ces préférences physiologiques, à ces dispositifs morphologiques, il convient d'ajouter des modifications biologiques.

Hubault a montré que la plupart des larves torrenticoles ne sortaient de leurs retraites que la nuit, mais qu'elles ne réagissaient pas à la lumière de la lune.

D'autre part les torrenticoles montrent très nettement deux tropismes

Source : MNHN, Paris

particulièrement développés et dont les rapports avec le courant sont évidents.

Expérimentalement Hubault a pu fixer que chez les Heptagéniides, les Baetides et les Plécoptères torrenticoles, les larves sont toujours douées d'un *rhéotropisme* positif, c'est-à-dire qu'elles se placent face au courant qu'elles tendent à remonter. Cependant les *Rhithrogena*, s'ils se placent bien face au courant, progressent à reculons vers les zones plus calmes. Par contre, les larves de Diptères, de Coléoptères et de Trichoptères nues, qui toutes ont des crochets de fixation, sont absolument indifférentes au courant et se dirigent dans tous les sens, un peu au hasard. Le comportement des larves de Trichoptères munies d'un fourreau est encore le même. Hubault a proposé une explication mécanique très simple, et en apparence parfaite, du rhéotropisme. Ce serait l'abdomen qui, porté presque entièrement au delà de l'insertion des pattes, offrant une prise considérable au courant, orienterait l'Insecte dans le courant, comme le corps de la girouette l'oriente dans le vent. Le caractère positif du rhéotropisme, caractère presque constant de ce tropisme, serait imposé par la répartition de la musculature, beaucoup plus faible dans l'abdomen que dans l'avant-corps.

*Le stéréotropisme.* — La tendance, pour un organisme, à s'accoler aux corps durs est aussi très caractéristique des Plécoptères et des Éphéméroptères torrenticoles, qui se glissent de préférence entre les corps durs. On la retrouve chez les Coléoptères et certains Diptères.

### Les étangs et les lacs.

Un très grand nombre de formes habitent les grandes nappes d'eau stagnantes. Mais à l'intérieur de ces milieux on peut reconnaître des groupes écologiques spécialisés.

Ainsi, au fond des grands lacs pauvres en oxygène, on rencontre certaines larves de Chironomides du genre *Tanytarsus* avec une telle constance que celles-ci ont fini par être prises comme indice caractéristique d'une teneur déterminée en oxygène.

De même, la faunule qui peuple le tapis de fines algues, de Coelentérés et de Bryozoaires, en bordure des lacs, paraît tellement spéciale qu'elle a reçu le nom de *lasion*. Non seulement elle est formée surtout d'espèces de petite taille, mais encore on y retrouve nombre de larves caractéristiques des eaux torrentueuses. Menche estime que la présence d'espèces de ce type, parmi lesquelles il cite, en Allemagne, les Trichoptères *Polycentropus flavomaculatus* Pict. et *Lepidostoma hirtum* F. et les Chironomes *Ablabesmyia nympha* et *Tanytarsus heusdensis*, est due aux mouvements continuels qui agitent ce milieu lotique (1). On pourrait aussi supposer que l'oxygénation élevée de ces zones y attire les organismes à hauts besoins en

1. A. Menche, Die Fauna im Algenbewuchs. *Arch. f. Hydrobiol.*, XXXIV, 1939, p. 350-520, 9 fig., 26 tableaux.

Source : MNHN, Paris

oxygène qui se trouvent particulièrement à leur aise dans les eaux courantes suroxygénées. Mais la faune du lasion est certainement, par nécessité, assez eurytherme, s'opposant par là à la faune torrenticole, sténotherme.

En dehors de ces formes spécialisées, les larves des grandes nappes d'eau se répartissent en formes de la vase littorale et formes nageuses de pleine eau. Nous aurons à revenir sur cette division à propos de la respiration et de la nage des formes aquatiques.

### Les Phytotelmes.

On désigne sous ce nom les collections d'eau qui se forment dans des réservoirs végétaux, que le liquide qui les constitue provienne exclusivement de l'eau de pluie, ou qu'il dérive en tout ou en partie d'une sécrétion spéciale de la plante.

C'est en 1878 qu'à Itajahy (Brésil) le naturaliste voyageur Fritz Müller découvrit que les petites masses d'eau situées dans les fleurs ou à l'aisselle des feuilles abritaient une faune spéciale dont il fut enthousiasmé. Depuis lors ces phytotelmes ont été étudiés par de nombreux auteurs. Entre autres, Picado en Amérique Centrale, Scott aux Antilles et aux Séchelles, Thienemann en Insulinde, Alpatoff et Varga en Europe, en ont décrit des aspects divers.

Même lorsque la quantité de liquide est très réduite, par exemple dans les inflorescences de Zingibéracées, ou bien à l'aisselle des feuilles d'*Angelica* ou de *Dipsacus*, notre « cabaret des Oiseaux », on y trouve les larves de divers Diptères : Culicides et Chironomides, parfois aussi, aux Hawaï, des larves d'Odonates. Dans les tiges de Bambous la faune comprend, en plus, des naïades d'Odonates, tant Agrionides que Libellulides, et des larves de Coléoptères Hélodides ; à Madagascar nous y avons trouvé des larves de Tipulides.

Les phytotelmes ne sont pas physiquement homogènes ; bien au contraire, leurs eaux ont des caractéristiques physico-chimiques très variées. L'acidité varie de plus de 7,5, à l'aisselle des feuilles d'Angélique, jusqu'à 4,5 dans le pétiole des *Colocasia*. Leur température est en général très variable, suivant de près les fluctuations de la température ambiante.

Thienemann (1) a fait remarquer que, malgré la haute spécialisation de ces milieux, dont l'immense majorité des habitants est tout à fait particulière, ces petites nappes d'eau ne constituent pas à proprement parler des biotopes, car elles ne contiennent pas d'organismes « producteurs », mais seulement des consommateurs. Ils sont toujours très nettement astatiques.

Parmi les phytotelmes, il en est deux (2) qui sont remarquables par leurs

1. A. Thienemann, Die Tierwelt der tropischen Pflanzengewässer. *Arch. f. Hydrobiol., Supplband.* XIII, 1934, p. 1-191, 5 pl., 1 fig.

2. Les *Ravenala* malgaches, arbres des voyageurs, constituent des phytotelmes hautement spécialisés, actuellement en cours d'étude.

Source : MNHN, Paris

propriétés particulières et leur faune, spécialement riche et bien étudiée : les urnes des Népenthacées et les trous d'arbres creux. Nous reviendrons tout à l'heure sur les Népenthacées ; voyons d'abord le second de ces milieux.

La faune européenne *eudendrotimnétique*, terme affreux signifiant : « exclusivement inféodée aux collections d'eau des arbres creux », a été étudiée surtout dans les Hêtres des grandes forêts allemandes. Elle comprend les larves des espèces suivantes :

*Prionocyphon serricornis* Müll., Coléoptère Hélodide.
*Myiatropa florea* L., Diptère Syrphide.
*Pericoma fagicavalica* Feuerb., Diptère Psychodide.
*Tetraphora lignicola* Kieff., *sensuatis* Kieff., *spp.*, Diptères Chironomides.
*Aedes ornatus* Meig., Diptère Culicide.
*Anopheles nigripes* Staeg., Diptère Culicide.

A dire vrai le Coléoptère se retrouve aussi à l'état larvaire dans le terreau très humide des mêmes Hêtres creux, mais l'ensemble est pourtant propre aux collections d'eau. On retrouverait une faune analogue en Amérique du Nord. D'autre part, des groupes entiers : *Orthopodomyia*, *Megarhinus*, *Finlaya*, qui fréquentent aussi ces trous d'arbres, sont considérés par certains auteurs comme exclusifs de cet habitat (1) ; ils viendraient donc enrichir cette courte énumération.

L'analyse de l'eau des Hêtres creux a montré tout d'abord sa très grande pauvreté en oxygène dont la teneur descend parfois jusqu'aux quatre centièmes de la teneur normale à la même température. L'acidité ne présente rien de bien particulier. Au contraire, la teneur en azote organique est exceptionnellement élevée ; elle varie très nettement en fonction de la température et on a pu établir que, avec un léger décalage dans le temps, l'abondance des larves variait tout à fait comme la teneur en azote organique, croissant avec celle-ci. Il semble que ce soit cette haute teneur en azote organique qui constitue l'élément attractif pour les femelles gravides. En tout cas, chez l'*Anopheles plumbeus* Hal. et Steph., que l'on peut considérer comme un eudendrotelmobionte typique, les pontes sont d'autant plus importantes que le milieu est plus riche en azote organique.

En outre, l'influence du chimisme particulier des eaux se fait sentir aussi bien sur la forme des organismes que sur la répartition des espèces. D'après Pavisic, l'*Aedes ornatus* Meigen accepte des eaux très riches en tannin, tandis que l'*Anopheles nigripes* Staeger recherche des eaux très pures ; de plus le système de soies de ce dernier a un développement variable, directement en rapport avec la teneur en tannin (2).

D'autre part Williamson a établi un parallélisme étroit entre le rapport

1. M. V. F. Beattie et C. J. Howland, The bionomics of some Tree-hole Mosquitoes. *Bull. entom. Res.*, XX, 1929, p. 45-58. — K. Mayer, Zur Kenntniss der Buchenhöhlenfauna. *Arch. f. Hydrobiol.*, XXXIII, 1938, p. 388-400, 3 graph., 2 fig., 4 tableaux.

2. V. Pavisic, Ueber die Oekologie der Baumhöhlenmückenlarven in Jugoslavien. *Arch. f. Hydrobiol.*, XXXIII, 1938, p. 700-705, 8 fig.

Source : MNHN, Paris

azote oxygéné/azote ammoniacal et la répartition des espèces. Il a dressé le tableau suivant :

| $\frac{\text{N oxygéné}}{\text{N ammoniacal}}$ | Espèce dominante |
|---|---|
| 3,78 | . . . . *Anopheles maculatus* Theob., seul ; |
| 2,32 | . . . . *Anopheles maculatus* Theob. et *A. Kochi* Dönitz ; |
| 1,34 | . . . . *Anopheles Kochi* Dönitz, pratiquement seul (1). |

Mais la corrélation ainsi établie n'est pas nécessairement directe, car d'autres auteurs ont trouvé un rapport étroit entre la présence d'Algues nourricières et la répartition des espèces de Moustiques ; or il est évident que le développement des Algues est très largement sous la dépendance de la teneur en azote et des diverses formes sous lesquelles cet aliment est disponible. On peut aussi supposer que l'azote organique serait prélevé directement par la larve dans l'eau.

Les dendrotelmes ne se distinguent pas seulement des autres systèmes aquatiques par leur composition chimique ; ils ont un régime thermique tout à fait spécial. D'aprés les mesures, faites en été, de MAYER, la température des dendrotelmes est toujours nettement plus basse que celle de l'atmosphère ambiante ; ses variations sont, en outre, d'une amplitude bien plus faible. A titre d'exemple, indiquons que, tandis que la température extérieure variait de 15°8 C. à 26°1 C. au cours du mois de juin, la température d'un trou d'eau ne variait que de 14°2 C. à 18°3 C. Il est très probable qu'en hiver les dendrotelmes sont constamment un peu plus chauds que le milieu extérieur et ne subissent aussi que des variations amorties.

Comme, au contraire, dans les phytotelmes constitués à l'aisselle des feuilles ou dans les inflorescences, les variations de température sont très amples, MAYER estime que phytotelmes et dentrotelmes doivent être complètement séparés.

Très peu de formes sont communes aux deux milieux ; mais alors que les dendrotelmes n'ont guère été étudiés qu'en Europe, les phytotelmes ont surtout servi de sujets de recherche dans les régions tropicales ; par suite, il n'est pas encore possible d'en faire une comparaison fructueuse.

Dans les dendrotelmes tropicaux on a surtout cité des larves de certains groupes de Culicides ; nous y avons observé en outre des larves de Trichoptères en Côte d'Ivoire et des larves d'Hélodides à Madagascar.

*Les urnes de Népenthacées* (2). — Parmi les phytotelmes, ceux constitués

1. K. B. WILLIAMSON, Mosquito breeding and Malaria in relation to the nitrogen cycle. *Bull. entom. Res.*, XVIII, 1928, p. 433-439, tableaux.

2. Outre de très nombreux travaux hollandais et quelques notes anglaises ou américaines, on trouvera dans A. THIENEMANN, Die Tierwelt der Nepenthes-Kannen. *Arch. f. Hydrobiol., Supplband*, XI, 1932, p. 1-54, une excellente étude d'ensemble de la question, avec une bonne bibliographie. — Une longue liste d'espèces récoltées dans les urnes de *Sarracenia*, sans détails biologiques, est dressée par D. L. WRAY et C. S. BRIMLEY, The Insect inquilines and victims of pitcher-plants in North Carolina. *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXVI, 1943, p. 128-137. — Voir aussi F. E. LLOYD, The carnivorous plants, Waltham, 1942.

Source : MNHN, Paris

par les urnes des Népenthacées méritent une place à part. Les plantes tropicales de la famille des Népenthacées ont en effet des feuilles dont certaines sont transformées en réservoirs dont la longueur atteint parfois quarante centimètres ; leur capacité est telle qu'ils peuvent contenir un quart de litre de liquide. Ce liquide n'est pas formé uniquement d'eau de pluie, comme dans la plupart des autres phytotelmes, mais comprend une sécrétion spéciale due aux cellules de la partie inférieure du réservoir. Ces cellules glandulaires sont suivies d'une zone de cellules à revêtement cireux. L'orifice supérieur du réservoir est clos par une languette foliaire qui forme un couvercle tantôt horizontal et bien plus petit que l'orifice même, tantôt dressé obliquement et alors cachant complètement l'ouverture. Le milieu ainsi enclos conserve une température dont l'évolution est toujours en retard sur celle de l'extérieur et dont les variations sont sensiblement amorties : à exposition semblable, THIENEMANN a relevé à Sumatra, au même moment, 18°5 C. dans les urnes et 25° C. dans une mare voisine.

Mais c'est surtout par son chimisme que le liquide des urnes de Népenthacées est remarquable. L'acidité élevée, puisque le *pH* oscille entre 6 et 4, est due pour la plus grande part à l'acide formique et, pour un tiers, à l'acide citrique.

La teneur en sels, qui est considérable, tient surtout au chlorure de potassium, pour une très faible part au chlorure de sodium, et à des traces de sels de calcium et de magnésium.

Enfin les urnes contiennent une protéinase, la *népenthine*, dont les propriétés sont analogues à celles de la pepsine et qui est très active.

Stériles lorsqu'elles sont fermées, les urnes contiennent, quand elles sont ouvertes, jusqu'à huit millions de Bactéries au centimètre cube.

La teneur en oxygène, qui n'a pas été déterminée, est considérée comme minime.

Dans ce liquide si particulier, à haut pouvoir digestif, vivent en Insulinde les larves d'une trentaine d'espèces de Diptères exclusivement népenthébiontes. Ce sont surtout des Culicides, mais on y trouve aussi d'autres familles : Phorides, Syrphides, Chironomides, et aussi Calliphorides, Anthomyides, Tachinides. Deux autres Moustiques, qui se rencontrent dans le liquide des urnes, ne sont que des hôtes plus ou moins accidentels, car ils peuplent aussi toutes sortes d'autres phytotelmes.

Il semble bien que la faune des népenthébiontes soit assez indifférente à l'espèce de son hôte et même à sa position géographique ou écologique. Cet ensemble de larves ne paraît pas montrer de caractères adaptatifs spéciaux d'une nature générale. Cependant, d'après SCHMITZ, les larves de Phorides auraient quelques particularités. De même les larves de Culicides népenthébiontes sont remarquables par le raccourcissement de leurs antennes, qui ne sont plus spinuleuses, par la réduction des soies post-antennaires et surtout par la brièveté du siphon (1). Mais l'étude des imagos correspondants prouve,

1. F. W. EDWARDS, Mosquito notes. VII. *Bull. entom. Res.*, XVIII, 1928, p. 267-284, 4 fig.

Source : MNHN, Paris

d'après Edwards, que toutes ces espèces sont très proches parentes, de telle sorte qu'il n'y a peut-être pas là, contrairement à l'opinion d'Edwards, des caractères adaptatifs directs.

Si les népenthébiontes n'ont pas de caractères morphologiques communs, ils présentent des dispositions physiologiques particulières. Leur euryhalinité est déjà digne de remarque, car ils survivent fort bien dans l'eau douce. D'autre part, ils résistent à l'action dissolvante de la diastase sécrétée par les Népenthes. On pourrait évidemment supposer que cette résistance est le fait d'une antipepsine, mais rien jusqu'ici n'a permis d'établir de façon satisfaisante la présence d'une substance de ce genre, sauf pour une larve de *Sarcophaga*, d'après Hebhurn et Jones, cités par Lloyd. Jensen suppose que c'est aux sels neutres qu'ils renferment qu'est due leur immunité. Toujours est-il que la résistance à la népenthine cesse avec la mort. Comme tous les hôtes aquatiques des Népenthes appartiennent à des groupes bien connus pour leur résistance aux milieux extérieurs défavorables, et que l'on peut élever certains de leurs représentants dans des solutions assez concentrées d'iode, de formol, etc., leur immunité relative à l'égard de la népenthine peut être considérée comme un simple cas particulier de leur comportement général. Cependant il n'est pas impossible que certains d'entre eux élaborent vraiment des antiferments.

A côté des Népenthes indomalais et malgaches (1) il existe, en Amérique, des Népenthacées ayant, elles aussi, des urnes. Parmi elles on peut citer les *Sarracenia*. Or le liquide contenu dans les réservoirs de ces essences a livré une petite série de larves de Diptères, comprenant surtout des Sarcophagides, mais aussi des Phorides, des Chloropides et des Mycétophilides.

Toute la faune de ces urnes n'est pas aquatique. Dans la zone supérieure, dépourvue de glandes, vit toute une série d'Insectes que l'on peut considérer, eux aussi, comme népenthéphiles ou népenthébies. Dans les *Nepenthes* indomalais on a ainsi récolté les chenilles mineuses du *Phyllocnistis nepenthae* Hering, avec ses parasites : un Cécidomyide : *Coprodiplosis syringopsis* Hering, et un Éléchertine. Le Lépidoptère est phytophage. A Sumatra et à Singapore la chenille d'un autre Lépidoptère : *Eublemma radda* Swinh., vivrait aux dépens des cadavres accumulés dans l'urne (2).

Les urnes des *Sarracenia calesbeai* nord-américaines nourrissent, dans les mêmes conditions, les larves d'un Diptère Sarcophagide et d'un Lépidoptère *Exyra*, qui ne sont plus exclusivement phytophages, mais qui consomment aussi bien l'enveloppe de l'urne que les cadavres des Insectes, très variés, qui y meurent (3).

L'importance biologique de ces phytotelmes est plus grande qu'on ne

1. La faune des *Nepenthes* malgaches est relativement pauvre et ne comprend guère que les larves de deux *Uranotaenia* (Culicides) et d'un Chloropide, avec un Acarien aquatique.

2. A. Djakonoff, A caterpillar occurring in *Nepenthes* pitchers (*Lepidoptera Noctuidae*). *Proc. R. ent. Soc. London*, A, XXII, 1947, p. 70-71.

3. W. Dwight Pierce, Notes on a southern trip. *Trans. ent. Soc. Washington*, XVIII, 1916, p. 206-207.



Source : MNHN, Paris

pourrait l'attendre de la pauvreté relative de leur faune. En effet, même dans des groupes aussi puissamment doués pour la dispersion que le sont les Odonates, il est des genres exclusivement broméliadicoles (1). Et la possibilité de survie dans ce milieu a permis le peuplement, en formes aquatiques, de localités telles que les crêtes des montagnes volcaniques de la région équatoriale, où il n'existe pas de nappes d'eau (2).

### La nage.

Pratiquement, aucune larve d'Insecte aquatique, sauf peut-être un Diptère marin, ne fait partie du plancton. Cela revient à dire que toutes sont douées d'un pouvoir de déplacement propre, plus fort que les courants moyens qui règnent dans leur habitat. Mais toutes les larves aquatiques ne sont pas capables de se déplacer entre deux eaux. Beaucoup parmi les larves d'Hydrophilides, d'Odonates (comme les larves de certaines Libellulides), toutes les larves de Gyrinides et de Dryopides, celles encore des Osmyles et des Sisyres, les larves de Trichoptères enfin, ne savent que marcher, cramponnées au fond ou accrochées aux plantes submergées. Elles ne montrent alors rien qui les distingue de vulgaires larves terrestres marcheuses.

Parmi les formes nageuses proprement dites, les dispositifs moteurs adoptés sont très variés. Les unes se bornent à progresser par ondulations à la manière des Poissons apodes ou des Serpents ; ainsi font les larves de maints Diptères, celles de certains Hydrophilides, de quelques Éphémères, et, pour une partie de leurs déplacements, des Agrionides. Les ondulations des chenilles ne correspondent pas à des vagues segmentaires, mais sont commandées par le ganglion subœsophagien. Ces ondulations lentes ou rapides (chez les chenilles d'Arctüdes) (3) sont remplacées, chez les Culicides et parmi les Dytiscides, par des détentes brusques, le corps se pliant en arc, puis se détendant. Ce mode de locomotion, qui rappelle un peu celui des Crevettes, s'accompagne parfois de modifications dans la forme du corps, celui-ci devenant gibbeux dorsalement ; l'avant-corps, hypertrophié, fait au repos un angle avec l'abdomen. L'aspect réalisé est tout à fait analogue à celui de certains Hippolytes.

Les pattes d'autres larves portent des franges de soies plus ou moins serrées, qui forment une surface portante employée à la manière de rames. L'apparition de ces soies est secondaire et Bertrand a pu montrer qu'elles se rencontrent d'une manière d'autant plus précoce que les espèces sont plus évoluées. Quand elles ont atteint le maximum de complexité, elles sont accom-

1. P. P. Calvert, *Entom. News Philad.*, XXII, 1911, p. 402-411.

2. H. Scott, A contribution to the knowledge of the fauna of *Bromeliaceae*. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (8) X, 1912, p. 424-438, pl. X.

3. M. Bar, *Ann. Soc. ent. France*, XLII, 1873, p. 297-302, pl. VIII. — J. G. Myers, Aquatic « woolly-bears » caterpillars, Pleasant Hope, near Parika, lower Essequibo River. British Guiana. *Proc. R. ent. Soc. London*, X, 1935, p. 65-70 (et bibliographie).

Source : MNHN, Paris

pagnées par d'autres soies situées sur les derniers segments abdominaux, soies qui interviennent aussi quelque peu dans la nage (1).

Des dispositifs analogues s'observent chez les larves d'Éphémères et de Perles.

Qu'elles emploient l'un ou l'autre de ces divers modes de locomotion aquatique, beaucoup de ces larves ont des dispositifs de soutien, d'allégement, qui facilitent leurs évolutions en abaissant leur poids spécifique ou en accroissant leur surface portante.

C'est ainsi que, chez nombre de larves de Dytiscides par exemple, le système trachéen est hypertrophié et présente même, par places, des élargissements, des ampoules, évoquant les sacs à air que Straus-Dürckheim a décrits chez les adultes des Hannetons.

L'appareil de sustentation des larves de Corèthres comprend même deux paires de très grands réservoirs à air, dont la capacité peut être réglée par l'Insecte.

Chez beaucoup de larves de Culicides, le corps porte de très longues soies, souvent plumeuses, que l'on a assimilées à des organes de soutien. Elles sont tout à fait analogues aux longues épines qui prolongent les cuirasses des larves de Crustacés planctoniques comme les *Zoe* et jouent sans doute le même rôle. Chez les Moustiques, tout comme chez les *Artemia*, le développement de ces prolongements dépend de la densité du milieu ; ils sont d'autant plus courts que le milieu est plus concentré. L'intervention de la teneur en sels du milieu est certainement directe, par le seul intermédiaire du métabolisme général, mais tout se passe comme si l'appareil de sustentation était d'autant plus développé que l'animal avait une densité relative à son milieu plus forte, partant plus de difficulté à flotter.

Parmi les dispositifs de locomotion aquatique des larves d'Insectes, une place à part doit être réservée aux Odonates Anisoptères. Chez les larves d'*Aeschna*, par exemple, le rectum est développé en une très vaste chambre revêtue d'un dense réseau de trachéoles. L'appareil sert à la respiration. En outre, il est pourvu d'une très forte musculature propre et de muscles moteurs qui prennent appui sur des apodèmes du plancher abdominal, secondairement développées (2). Au repos les mouvements de contraction et de dilatation de l'ampoule rectale sont de faible amplitude et très lents ; en mettant en suspension dans l'eau de fines particules colorées, on peut suivre leur danse dans le courant d'eau qui entre et sort, renouvelant sans cesse l'eau chargée en oxygène au niveau des terminaisons trachéennes et assurant ainsi les échanges respiratoires.

Mais l'eau peut aussi être expulsée du rectum par une brusque contraction de toute la musculature. Dans l'air, le jet d'eau formé de la sorte est projeté

1. H. Bertrand, Les larves et nymphes des Dytiscides, Hygrobiides et Haliplides. Paris, *Lechevalier*, 1928, 366 p., 33 pl., 207 fig.

2. R. Paulian, Le squelette abdominal des larves de Tenthrèdes. *Bull. Soc. Zool. France*, LXVIII, 1943, p. 56-58, 2 fig.

Source : MNHN, Paris

à plusieurs centimètres de distance. Dans l'eau, sa détente lance la larve en avant. Pendant ce mouvement, elle se tient parfaitement rigide et horizontale, les pattes accolées au corps, dans une position qui réduit au maximum les surfaces de frottement.

La larve emploie surtout ce mode de locomotion très rapide en période de fuite, mais elle peut aussi en tempérer l'effet et y avoir recours pour des déplacements plus lents ou limités.

Enfin il semble bien que les trois lamelles terminales de l'abdomen des Agrionides et les branchies foliacées de beaucoup d'Éphéméres comme les *Chloeon* interviennent aussi, quoique à un faible degré, dans la nage lente.

### La respiration.

Les dispositifs respiratoires adoptés par les larves aquatiques sont très variés. Mais on peut, tout à fait schématiquement, les classer en deux catégories bien distinctes, opposées même.

On reconnaîtra, d'une part, les organismes qui ont absolument besoin de l'oxygène à l'état gazeux, d'autre part ceux qui peuvent utiliser l'oxygène dissous.

Parmi les premiers, le type le plus simple est celui des larves qui, tout en vivant plongées dans l'eau, demeurent en communication directe, et à peu près constante, avec l'air atmosphérique. C'est le cas, par exemple, pour les larves de *Nolerus*. Ces petits Coléoptères aquatiques vivent sous la vase au bord des eaux douces, laissant dépasser vers le baut, hors de l'eau, leur dernier segment abdominal relevé, portant à son sommet les stigmates postérieurs. La respiration est donc nettement aérienne. Le mécanisme respiratoire des larves de maints Diptères, comme les *Eristalis* et *Ptychoptera*, est le même. Nous avons aussi décrit un dispositif analogue chez une larve de Gomphide de Côte d'Ivoire, vivant enfoncé dans la vase.

D'autres, comme les larves de Dytiques, si elles peuvent s'enfoncer complétement sous l'eau, doivent encore revenir à la surface pour respirer.

A côté de ces larves dont l'existence est liée à un libre accès à la surface de l'eau, il en est qui utilisent les réserves d'oxygène fournies par les plantes vivantes. Les unes se bornent à enfoncer dans les tissus végétaux immergés leurs stigmates abdominaux portés sur des crochets sclérifiés. C'est ainsi que vivent les Chrysomélides *Donacia* et *Macroplea*. D'une façon générale la plupart de leurs stigmates s'atrophient et, le plus souvent, la dernière paire abdominale demeure seule fonctionnelle. Les Moustiques des genres *Mansonia* et *Ficalbia* prélèvent aussi l'oxygène des tissus végétaux, en particulier dans les racines de *Pistia*.

Chez les Diptéres, ce mode respiratoire utilise une sorte de scie terminale contenue dans le siphon ; ce dernier est pourvu de crochets qui assurent sa fixation à l'orée du trou. Chez le Syrphide *Chrysogaster hirtella* Loew, la

Source : MNHN, Paris

longue « queue de rat » est raccourcie et se termine par des crochets stigmatiques (1).

La position terminale des stigmates fonctionnels se retrouve chez la larve des Nosodendrides, qui habitent la sanie des arbres ; mais la transformation de ces stigmates en crochets ne paraît pas nécessairement sous la dépendance de la vie aquatique ; on la retrouve, en effet, chez les triongulins de Méloïdes, à vie aérienne (2).

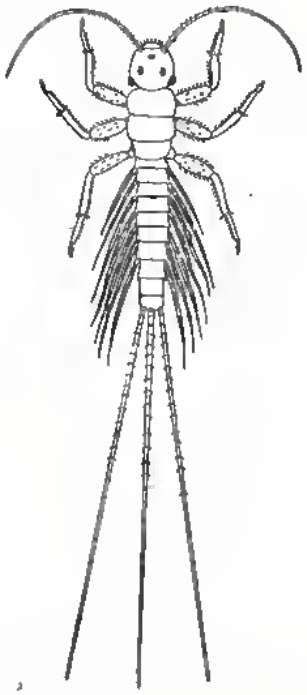


FIG. 89. — Larvule de *Paraleptophlebia* sp. (d'après LESTAGE).

FIG. 90. — Larve d'*Hydroscapha natans* Lec. (d'après BÖVING).

D'autres larves se construisent de véritables loges, parfois en soie (3), imperméables à l'eau et communiquant avec une brèche creusée dans les tiges ou les racines ; ou bien combinent les crochets stigmatiques et la cloche imperméable. C'est ainsi que vivent divers Charançons : *Lissorhoptrus* et *Perigaster*.

Dans tous les cas, au moment de la pupaison, la larve adulte s'établit une loge imperméable, pleine d'air, en continuité avec le réseau aérien des plantes.

1. G. C. VARLEY, *Proc. R. Ent. Soc. London*, X, 1935, p. 30-31.
2. R. LIENHART et P. REMY, Les derniers stigmates abdominaux des larves primaires des *Sitaris* (Coléoptères *Meloidae*). *C. R. Soc. Biol.*, CIII, 1930, p. 606-608, fig.
3. W. DWIGHT PIERCE, Notes on the habits of weevils. *Proc. ent. Soc. Washington*, XVIII, 1916, p. 6-10.

Source : MNHN, Paris

A ces larves liées à la présence d'oxygène gazeux s'opposent celles qui peuvent utiliser l'oxygène dissous dans l'eau. Certaines formes qui, normalement, ont besoin d'oxygène gazeux, peuvent, pendant un certain temps tout au moins, prélever l'oxygène dissous. Tel est le cas des *Donacia* par exemple (1).

D'autres larves prélèvent constamment leur oxygène respiratoire dans l'eau. Elles emploient à cet effet des dispositifs très variés.

Sous leur forme la plus simple, les échanges respiratoires se font à travers toute la cuticule. Même alors, la respiration peut utiliser des dispositifs plus compliqués qu'on ne le soupçonnerait au premier abord. En effet, SEURAT, en étudiant les larves du Chironomide littoral *Trichocladius Seurati* Goetgh., a pu mettre en évidence, chez elles, un très riche réseau sous-cutané de trachéoles partant de deux troncs latéraux coupés d'étranglements segmentaires. C'est grâce à ces trachéoles qu'est maintenue la circulation rapide des gaz ayant franchi la cuticule (2).

La respiration cutanée caractérise aussi les jeunes chenilles d'*Hydrocampidae*, mais les larves plus âgées portent leur réserve fixée à des poils hydrofuges. Les larves sud-américaines et européennes (*Diacrisia metelkana* Led.) de certains *Arctiidae* aquatiques transportent également leur réserve d'oxygène dans leur épaisse toison.

Il ne faudrait du reste pas croire que l'existence d'une respiration cutanée soit spéciale aux larves aquatiques. Elle s'observe chez les larves parasites dont le mode d'existence peut, il est vrai, être assimilé à celui des larves aquatiques, mais elle paraît susceptible de jouer aussi un grand rôle pour des larves terrestres à vie libre. FRAENKEL et HERFORD ont pu établir que chez les larves d'un Lépidoptère : *Chaerocampa*, d'un Coléoptère : *Tenebrio* et d'un Diptère : *Calliphora*, le quart du métabolisme basal pouvait ressortir de ce type respiratoire, et cela pour des teneurs en oxygène variant de 100 % à 7,5 % (3).

Toute une série d'autres larves aquatiques disposent d'appareils spécialisés comme sièges des échanges respiratoires. Notons, il est vrai, que le rôle de beaucoup de dispositions considérées comme respiratoires n'a pas été vérifié expérimentalement. On a souvent admis, en se basant sur un simple raisonnement par analogie, que telles expansions membraneuses, telles lamelles minces, étaient des trachéobranchies et servaient aux échanges gazeux. Or, il paraît bien que, parfois, les appareils trachéobranchiaux n'ont au plus qu'une très faible importance dans les échanges respiratoires. C'est ainsi que des larves d'Éphéméroptères, de *Chloeon* par exemple, ou de Trichoptères, supportent sans dommage apparent l'amputation de toutes

1. C. E. HOFFMAN, *Ecology*, XXI, 1940, p. 176-183.

2. L. G. SEURAT, Mode respiratoire et appareil trachéen de la larve de *Trichocladius Seurati* (Dipt. *Chironomidae*). Livre jubilaire Eugène Louis Bouvier. Paris, 1936, p. 307-311, 3 fig.

3. G. FRAENKEL et G. V. B. HERFORD, The respiration of Insects through the skin. *Journ. exp. Biol.*, XV. p. 266-280, 7 fig.

Source : MNHN, Paris

eurs branchies trachéennes externes. De même, pour SAUTET et AUDIBERT, les papilles anales des Moustiques ne peuvent servir à la respiration qu'en diapause, ou avec un métabolisme faible (1). Et pourtant le taux respiratoire des larves aquatiques est tellement sensible aux variations de la teneur en oxygène du milieu que HUBAULT y voit un des éléments essentiels de leur localisation dans les eaux torrentueuses ou dans les eaux stagnantes.

On peut grouper ces appareils en trois séries :

*a*) Les uns, les plus rares, sont internes. Ils dérivent de la transformation d'une partie de la paroi du tube digestif dans sa portion postérieure. Ce sont les trachéobranchies rectales des larves d'Odonates Anisoptères et de Caloptérygides, et aussi de certaines Éphémères et de quelques Diptères Psycho-

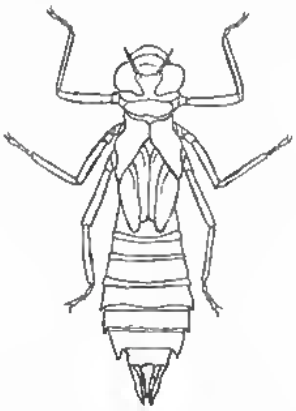


FIG. 91. — Larve d'*Anax imperator* Leach (d'après ROUSSEAU).

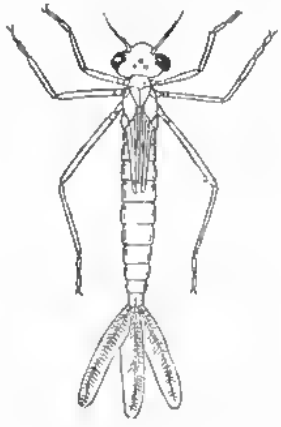


FIG. 92. — Larve de *Lestes* sp. (d'après ROUSSEAU).

dides. Le rectum, élargi, est parcouru par des bourrelets longitudinaux porteurs de papilles ou de lamelles dans lesquelles les trachées se ramifient. L'ouverture du rectum peut être maintenue béante par un système de valvules ; une musculature spécialisée et très développée permet le renouvellement complet de l'eau. L'accroissement de surface réalisé par ce dispositif en lamelles est énorme ; on s'en rendra bien compte en notant que chez *Aeschna cyanea* Müll. il n'existe pas moins de vingt-quatre mille papilles. Les diverses lamelles sont maintenues isolées par un système de butoirs. A l'éclosion, les trachéoles, comme du reste le réseau trachéen tout entier, se remplissent de $CO^2$ diffusant de l'intestin moyen. Peu à peu l'atmosphère de ces tubes s'équilibre avec la teneur en gaz de l'eau du rectum, elle en vient à contenir une proportion appréciable de $O^2$ et peut alors servir à la respiration d'une façon satisfaisante.

La structure de ce système trachéen est très complexe ; elle a permis de

1. J. SAUTET et Y. AUDIBERT, *C. R. Soc. Biol.*, CXXXIX, 1945, p. 104-105.

Source : MNHN, Paris

reconnaître deux modalités différentes, donnant chacune naissance à des types bien spéciaux, qui sont, plus ou moins, caractéristiques des coupes systématiques.

Chez les Zygoptères, la respiration rectale ne serait l'apanage que des jeunes larves ; plus âgées, celles-ci auraient recours à la respiration cutanée (1).

*b*) La plupart des appareils employés à la respiration aquatique sont externes, mais leur principe demeure analogue à celui des dispositifs présentés par les Odonates. Des expansions du corps, lamelleuses (fig. 97), en filaments (fig. 89) ou même en houppes (fig. 98), sont parcourues par des diverticules du réseau trachéen, qui y forment souvent un lacis dense. Les filaments, qui en constituent un des types les plus répandus, sont tantôt simples comme chez les Phryganes, ou annelés comme chez les *Sialis*, articulés chez beaucoup d'Haliplides, plumeux chez les Gyrins, fourchus chez les *Phalacrocera*, divisés en languettes étroites chez les *Paraleptophlebia*.

Dans ces appareils la respiration se fait à travers la mince couche de tissus séparant les trachéoles de l'eau.

Les trachéobranchies externes varient dans leur disposition selon les groupes. Presque toujours elles sont abdominales. Dans ce cas elles peuvent comprendre simplement trois lamelles terminales, rappelant des cerques (fig. 92), ou être situées dans la région périanale comme chez les *Perla* et les Dryopides (fig. 99) ; plus souvent elles sont disposées sur les côtés, en paires plus ou moins nombreuses sur les divers segments ; elles envahissent parfois aussi les côtés du thorax (Rhyacophilides) ou le dos de l'abdomen (Trichoptères). Mais elles occupent parfois les positions les plus imprévues, comme la base des mâchoires de *Chiroloneles* et la base des pattes des *Nephelopteryx*.

Un type particulier de trachéobranchies est réalisé chez les larves du genre *Hydroscapha* qui portent de grandes vésicules hyalines (fig. 92), les plus fortes étant localisées à l'emplacement des stigmates ; ceux-ci sont absolument clos (2).

Très souvent, et cela dans des organismes appartenant à des phylums complètement différents, les organismes initialement *nudibranches*, c'est-à-dire à branchies découvertes, deviennent *cryptobranches*. Les modalités de cette protection des branchies varient naturellement selon les groupes. Ainsi, chez les Coléoptères, les Dryopides ont un faisceau de branchies anales qui peut se rétracter à l'abri d'un opercule du dernier segment abdominal, tandis que les courtes branchies postérieures d'une larve d'Hydrophilide peuvent se télescoper, avec les segments qui les portent, dans la partie subterminale de l'abdomen. Chez les Éphémères du genre *Caenis*, la première paire de lamelles trachéobranchiales (3) est hypertrophiée,

1. R. W. Pennak et C. M. Mac Coll, An experimental study of oxygen absorption in some damselfly naiads. *Journ. cell. comp. Physiol.*, XXIII, 1944, p. 1-10.

2. E. A. Schwarz, Aquatic beetles, especially *Hydroscapha*, in hot springs in Arizona. *Proc. ent. Soc. Washington*, XVI. 1914. p. 163, fig.

3. Anatomiquement, il s'agit de la seconde paire, car la première paire est atrophiée.

Source : MNHN, Paris

dure ; elle recouvre les suivantes, les protège de la boue et peut, en se soulevant, laisser un libre passage à l'eau. Chez les Éphémères du genre *Prosopisloma*, au contraire, ce sont les ptérothèques antérieures qui forment un large bouclier recouvrant les branchies ; l'eau pénètre dans cette sorte de cavité respiratoire par deux orifices situés sur les côtés, derrière la troisième

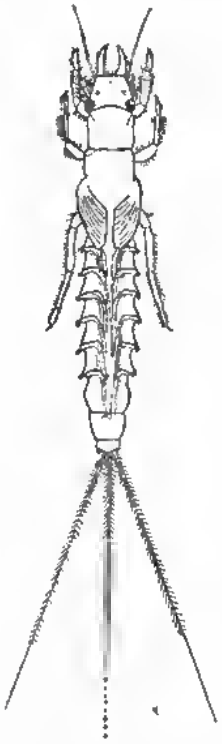


FIG. 93. — Larve de *Polymitarcys virgo* Cl. (d'après LESTAGE).

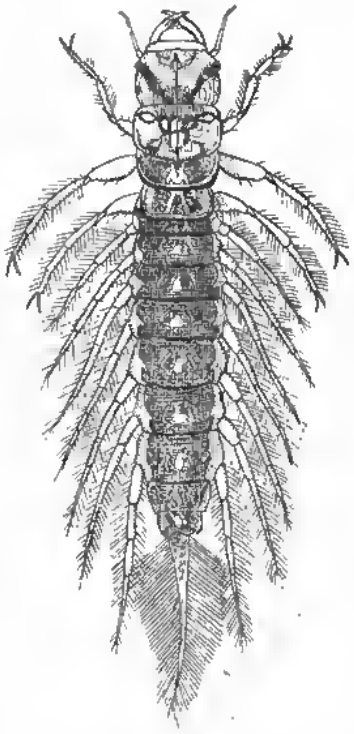


FIG. 94. — Larve de *Sialis lutaria* L. (d'après LESTAGE).

paire de pattes ; elle en sort par l'orifice visible au milieu du bord postérieur de la carapace dorsale.

c) Enfin, quelques larves aquatiques ont un dispositif mixte qui a mérité le nom de branchies sanguines : ce sont des appendices tubuleux, évaginables, parcourus par des sinus sanguins, mais dépourvus de trachées ; un bon exemple est fourni par les *Hygrobia*. Quelques-unes ont parfois de rares filaments trachéens, comme les filaments caudaux des larves d'Éphémères.

Nous avons déjà indiqué que la respiration a une très grande importance pour la répartition des organismes aquatiques qui sont très sensibles à la teneur en oxygène de leur milieu. Cette teneur varie avec la température, en raison inverse de celle-ci, et avec l'agitation, en raison directe cette fois.

Source : MNHN, Paris

Des séries de mesures publiées par HUBAULT (1) traduisent très bien ces faits. Ramenées aux mêmes valeurs de poids et de durée, une larve torrenticole d'*Epeorus* a une consommation d'oxygène triple de celle d'une larve limnicole d'*Ephemera*. La répartition des organismes aquatiques est commandée par la teneur en oxygène de leur milieu. Comparant divers Plécoptères, SCHOENEMUND a pu établir ainsi que des larves de *Perla* se contentent d'eaux à 4,8 cc. par litre, tandis que des larves de *Perlodes* se localisent à des eaux ayant au moins 6 cc. d'oxygène par litre (2). De même, la larve du Chironomide *Prodiamesa bathyphila* Kieff., qui peuple plusieurs lacs du Sleswig, ne se rencontre en eau profonde que lorsque la teneur en oxygène descend au-dessous de 3 cc. par litre (3).

Le rôle de la respiration pour les larves aquatiques est tel que THIENEMANN a pu en tirer une classification biologique des lacs, comme nous l'avons déjà dit, en :

lacs à *Tanytarsus*, dont les eaux conservent toute l'année, même en profondeur, une teneur en oxygène élevée. C'est là que se rangent les grands lacs subalpins comme le lac de Genève ;

lacs à *Chironomus*, dont les eaux profondes sont, en été, très pauvres en oxygène. Les lacs poméraniens et danois en sont de bons exemples.

La respiration dans ces eaux pauvres en oxygène peut, parfois, être complètement modifiée ; il s'établit des processus respiratoires compensateurs utilisant les réserves de glycogène dans des réactions anaérobies. Pour les espèces vivant habituellement dans les eaux désoxygénées, ces processus interviennent même lorsqu'on les place dans de bonnes conditions d'aération. D'autre part, si la teneur en $O^2$ est bien le facteur principal dans ces processus, son action est indirecte et complexe. La résistance de diverses espèces d'eau profonde, comme *Chironomus balhophilus* Kieff., est nettement en rapport avec leurs diverses teneurs en glycogène (4). D'autres Diptères, comme les Éristales, peuvent du reste présenter également une respiration anaérobie accidentelle, avec accumulation de $CO^2$ dans les trachées (5).

Il ne faudrait cependant pas croire que l'anaérobiose soit, à proprement parler, exclusive des organismes vivant en eau profonde (et de certains

1. E. HUBAULT, Contribution à l'étude des Invertébrés torrenticoles. *Suppl. Bull. Biol. France-Belgique*, IX, 1927.

2. E. SCHOENEMUND, Beiträge z. Biologie d. Plecopteren Larven mit besonderer Berücksichtigung der Atmung. *Arch. f. Hydrobiol.*, XV, 1925, p. 339.

3. A. THIENEMANN, Untersuchungen über d. Beziehung zwischen d. Sauerstoffgehalt des Wassers u. die Zusammensetzung der Fauna in norddeutscher Seen. *Zeits. wiss. Insektbiol.*, XIV, 1918, p. 209.

4. O. HARNISCH, Messungen z. Kennzeichnung des aerohen und anaeroben Stoffwechsels der Larve von *Chironomus bathophilus* Kieff., einer Chironomus-Larve der Seentiefe. *Zool. Anz.*, CXLII, 1943, p. 240-248. — Zur Analyse der Oxybiose von *Chironomus bathophilus* Kieff., einer Chironomus-Larve der Seentiefe. *Zool. Anz.*, CXXXIX, 1942, p. 1-12. — Physiologische Grundlagen von Stenoxybiose und Euroxybiose bei Chironomiden-Larven. *Arch. f. Hydrobiol.*, XL, 1943, p. 184-207.

5. A. KROGH, Some experiments on the osmoregulation and respiration of *Eristalis*-larvae. *Ent. Medd.*, XXIII, 1943, p. 49-65.

Source : MNHN, Paris

parasites). Chez la larve de *Tenebrio molitor* L., il existerait, en effet, un mécanisme anaérobiotique pouvant fonctionner pendant une douzaine d'heures, sans dommages pour l'Insecte, et utilisant également les réserves de glycogène (1). La formation d'acide lactique est accrue par rapport à celle d'animaux à vie aérienne, mais moins que ne permettait de le prévoir l'accroissement de la consommation de glucides (2).

Dans certains cas, les larves sont réellement amphibies. C'est ce qui se passe, par exemple, chez les larves d'Odonates comme les *Aeschna*. Dans

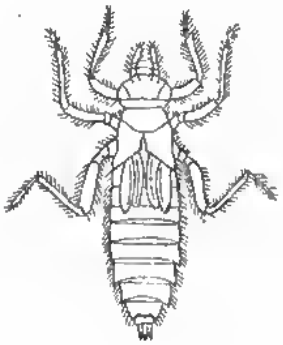


Fig. 95. — Larve de *Gomphus vulgatissimus* L. (d'après Rousseau).

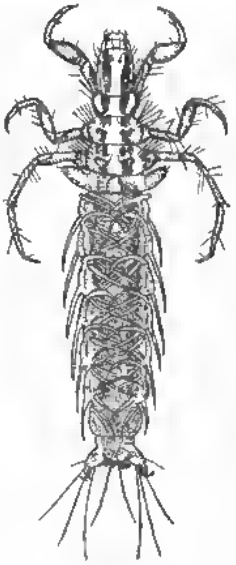


Fig. 96. — Larve de *Neuronia ruficrus* Scop. (d'après Lestage).

l'eau la respiration utilise la poche rectale et son riche réseau de trachéoles. Mais certains stigmates, et plus particulièrement le stigmate thoracique antérieur, pourvus d'un dispositif de fermeture étanche, sont encore fonctionnels. Sous l'eau ils restent obstinément fermés. Lorsque les larves sortent de l'eau, même lorsqu'elles sont encore fort loin de leur métamorphose, et qu'elles circulent dans les débris humides, les stigmates s'ouvrent et la respiration devient aérienne et normale.

*Les pigments respiratoires.* — Nombre de larves aquatiques de Diptères, Chironomides et Cératopogonides ont un pigment sanguin rattaché au groupe des érythrocruorines, c'est-à-dire chez lequel le métal est du cuivre, qui est susceptible de fonctionner comme vecteur d'oxygène. On a beaucoup

1. O. Harnisch, Untersuchungen über Erholungsatmung und anaeroben Stoffwechsel der Larve von *Tenebrio molitor* L. *Zeits. vergleich. Physiol.*, XXXVIII, 1941, p. 428-456.

2. D. Gilmour, Anaerobic metabolism in the larvae of *Tenebrio molitor* L. *J. cell. comp. Physiol.*, XVIII, 1941, p. 93-100.

Source : MNHN, Paris

discuté pour savoir si ce pigment joue le même rôle que l'hémoglobine du sang des Vertébrés. D'après les recherches les plus récentes, il semble que le rôle essentiel de l'érythrocruorine soit d'accumuler de l'oxygène en période d'abondance, et de le libérer progressivement en période d'hypo-oxygénation. Dès 1916, Leitch a montré que ce pigment pouvait amasser une quantité d'oxygène telle que la vie normale de la larve de *Chironomus* est assurée pendant une douzaine de minutes dans les conditions normales (1).

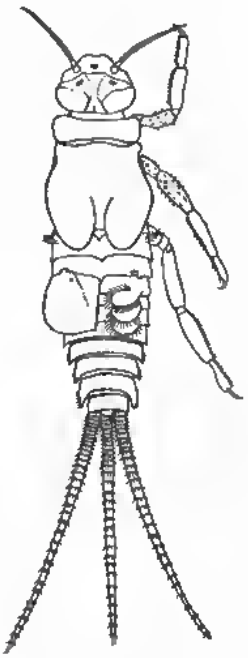


Fig. 97. — Larve de *Tricorythus* sp. (d'après Lestage).

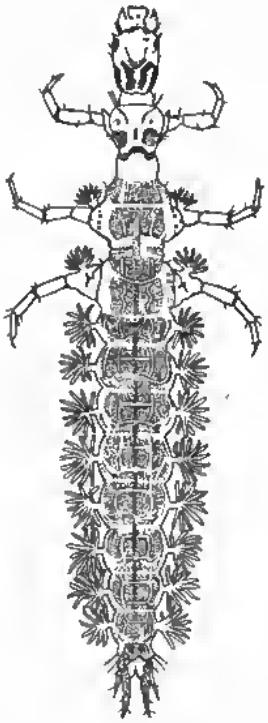


Fig. 98. — Larve de *Rhyacophila septentrionis* Mc Lachl. (d'après Lestage).

Une jolie observation de Lindroth confirme cette manière de voir. On sait depuis longtemps que les larves aquatiques, qui vivent à l'abri de tubes fixes ou mobiles ou dans des terriers, provoquent autour d'elles, par des mouvements très variés (battements de branchies lamelleuses, contractions du corps), une circulation d'eau. Cette circulation apporte souvent la nourriture de la larve à portée de son abri, mais, par dessus tout, elle assure le renouvellement constant d'une eau relativement oxygénée. Or, en observant les mouvements du corps commandant cette circulation d'eau, chez des larves de *Chironomus plumosus* L. vivant dans un tube de boue, Lindroth

1. I. Leitch, The function of haemoglobin in Invertebrates, with special reference to *Planorbis* and *Chironomus* larvae. *J. Physiol.*, L, 1916.

Source : MNHN, Paris

a constaté que ces mouvements étaient périodiques. Les temps d'arrêt se reproduisent rythmiquement ; ils durent 10 à 20 minutes à 5-7°, pour ne plus n'être que de 3 à 4 minutes à 18-19°. On voit qu'ils sont trop longs pour qu'on puisse les expliquer sans invoquer l'existence d'un accumulateur d'oxygène, et celui-ci ne peut être que le pigment respiratoire (1). Les mouvements respiratoires, fréquents entre autres chez toutes les larves à trachéobranchies externes, se déclenchent lorsque la teneur en oxygène de l'eau, environnant l'Insecte, tombe à un niveau trop bas.

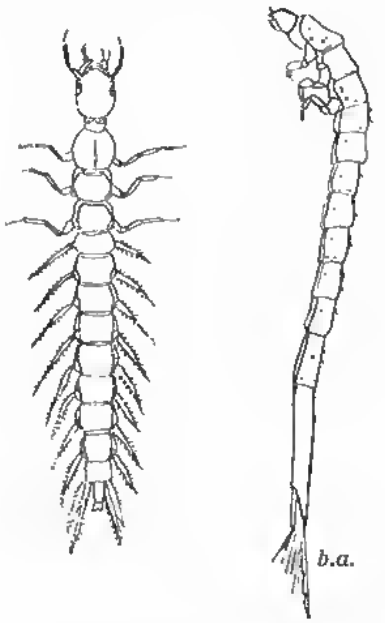



FIG. 99. — Larves de Coléoptères à trachéobranchies. I. *Dineutes* à branchies abdominales segmentaires. — II. *Ancyronyx* à branchies anales (*b. a.*) (d'après BÖVING et CRAIGHEAD).

On a également observé de l'hémoglobine dans les cellules trachéales des larves d'Oestres (2). Dans l'interprétation du rôle de ce pigment, il ne faut pas oublier son importance comme tampon chez les Vertébrés (BARCROFT). Peut-être, dans les cas d'anaérobiose des Chironomes, ce rôle est-il sensible et aide-t-il à supporter l'accumulation d'acide.

L'hémoglobine est susceptible de jouer un rôle respiratoire, même lorsqu'elle est d'origine exogène. C'est ainsi que la larve du Tipulide *Dicranota bimaculata* se nourrit de *Tubifex*, accumule l'hémoglobine de son hôte et l'utilise au cours de sa vie, passée sous la vase au fond de l'eau.

1. A. LINDROTH, Periodische Ventilation bei der Larve von *Chironomus plumosus*. *Zool. Anz.*, CXXXIII, 1942, p. 244-247, fig.

2. J. VERNE, Couleurs et pigments des êtres vivants. *A. Colin*, éd. Paris, 1930, 219 p., 26 fig.

Source : MNHN, Paris

Souvent, par exemple parmi les Trichoptères, on a employé la structure des appareils respiratoires pour étayer la taxonomie. Mais il faut remarquer que les diverses modalités respiratoires réalisées par les formes aquatiques apparaissent tout à fait indépendamment dans un même groupe systématique.

Ainsi des trois larves aquatiques connues de Lampyrides indomalais, l'une, qui n'a pas été identifiée, a été décrite par ANNANDALE, en 1900, comme respirant par toute la surface de son corps. La seconde, attribuée à *Luciola vesperlina* F., respire, d'après les observations du même auteur en 1906, en faisant émerger hors de l'eau, entre les feuilles de *Pistia*, l'apex de son abdomen, prolongé en cône qui communique librement avec les deux troncs trachéens longitudinaux. La dernière, décrite par BLAIR en 1927, respire par une série de branchies abdominales localisées aux segments I à VIII ; il s'agirait peut-être de la larve de *Pyrophanes similis* Ol.

De même, alors que la plupart des larves de Trichoptères ont des trachéobranchies externes abdominales, segmentaires, on connaît depuis les recherches de Fritz MÜLLER en 1888, au Brésil, des larves de cet ordre avec des trachéobranchies en bouquet anal évaginable. THIENEMANN a confirmé et étendu ces observations en retrouvant ce dispositif chez des Hydropsychides (1).

Toujours dans le même ordre d'idées, signalons qu'à côté d'Odonates à respiration purement rectale, d'Odonates respirant, comme certains Calopterygides, partiellement par le rectum, partiellement par des lamelles terminales de l'abdomen, il est des Odonates pourvus sur l'abdomen de trachéobranchies paires, disposées sur les segments II à VIII ou II à VII (*Pseudophaea*, *Bayadera* ou *Cora*).

1. A. THIENEMANN, Analkiemen bei den Larven von *Glossosoma Bolloni* Curt. und einigen Hydropsychiden. *Zool. Anz.*, XXVII, 1903, p. 125-129, 3 fig.

Source : MNHN, Paris

# IX. — DIVERSES INDUSTRIES LARVAIRES

### Les larves fouisseuses.

Le fouissement est très répandu chez les larves terrestres, mais il met en œuvre des mécanismes très divers selon les groupes, de sorte qu'il n'existe pas, à proprement parler, de type fouisseur. Cependant, et d'une façon absolument indépendante de leur régime alimentaire, les formes fouisseuses peuvent se classer en deux grandes catégories, selon que les déplacements ont lieu dans un milieu compact, ayant une certaine rigidité : terre humide ou vase, ou dans un milieu fuyant comme le terreau fin ou le sable. Contrairement à ce que l'on pourrait croire, il n'y a pas de rapports morphologiques

Fig. 100. — Larve de *Ptychoptera paludosa*, à longue queue respiratoire.

entre les formes qui creusent des galeries dans les tissus végétaux et celles qui creusent la terre, ou plutôt ces rapports s'établiraient avec les formes des milieux fuyants comme le sable, plus qu'avec les formes des milieux résistants.

Dans le fouissement d'un sol compact, ce qui ne s'observe guère que parmi les Coléoptères, le rôle principal est joué par les mandibules, et surtout par les pattes antérieures. Celles-ci sont devenues très fortes et montrent souvent des tibias hypertrophiés, aplatis en lame (*Thinopinus*) (fig. 103). Parfois la première paire de pattes, tout en conservant des proportions normales, est plusieurs fois plus forte que les autres paires (Ténébrionides, fig. 104). Les particules sont détachées par les mandibules et balayées par les pattes de devant. Un caractère remarquable, commun à beaucoup de ces larves, est la réduction de leurs urogomphes. Ces appendices, qui terminent le neuvième segment abdominal, sont souvent longs et grêles, divisés en plusieurs articles, chez les Carabiques et les Staphylins. Or, dans les formes fouisseuses de ces familles (*Anthia*, *Thinopinus*, *Bledius*), les urogomphes prennent un type commun : ils ne sont plus formés que d'un seul article, court et conique, assez épais à la base.

Mais, si ces organismes fouisseurs ont, dans le détail, des caractères morphologiques qui permettent de déceler leurs habitudes, l'aspect généralne fournit aucune indication utilisable. Des formes à corps charnu coexistent

Source : MNHN, Paris

avec des formes très sclérifiées, des formes peu convexes avec des formes très convexes.

Tout autres sont les nécessités du déplacement dans le sable ou les sols meubles. Dans beaucoup d'ordres : Coléoptères, Diptères, Lépidoptères, Aphaniptères, il existe des larves qui se meuvent en terre. La plupart sont caractérisées par leur corps charnu, mou, avec des pattes courtes ou nulles ; elles ne différeraient guère, au premier abord, des larves vivant dans les

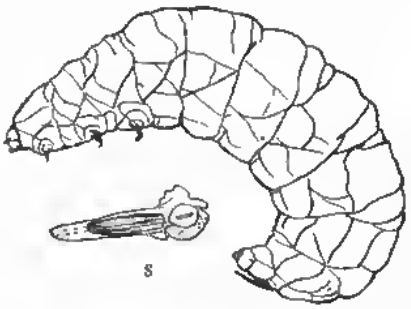



FIG. 101. — Larve de *Donacia* ; en *s*, détail d'un stigmate (d'après BÖVING).

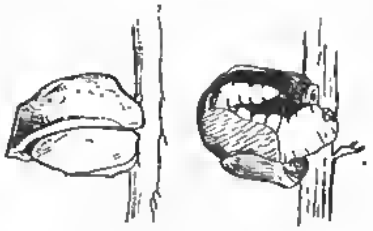



FIG. 102. — Coque de *Liosorhoptrus* : *a*. fermée. — *b*. ouverte et montrant la larve (d'après BÖVING et CRAIGHEAD).

tissus végétaux, n'était leur forte pubescence, car il est notable que, quelle que soit leur position systématique, ces larves sont presque toujours pourvues de fortes soies dressées, souvent épineuses. Le rapport entre ces soies et le mode de vie est certain, car la larvule des Cérambycides du genre *Vesperus*, qui se déplace activement sous terre, est pourvue sur les côtés du corps de fortes soies dressées, alors que la larve adulte, immobile au pied des vignes, est glabre ; or les larves de Cérambycides, normalement phytophages endophytes, sont nues ou finement épineuses, jamais pourvues de longues soies dressées. Et ces soies se retrouvent chez les larves de divers Diptères (*Anthrax*, etc.) qui se déplacent dans le sable, sur les larves de Puces qui ont même mœurs, etc...

Chez les larves de Scarabéides, le revêtement de soies a pris une disposition particulière ; sur la face dorsale il est très régulier, mêlé de longs poils et de courtes épines ; sur la face sternale il est localisé au dernier segment abdominal et il y comprend, au milieu de longs poils dressés, des épines plus courtes disposées en massif irrégulier ou en rangées transverses ou longitudinales. Le rôle de cet appareil, auquel sa ressemblance avec un râteau de fenaison a valu le nom de *raster*, a été découvert tout récemment.

Chez les Vers-blancs de Hanneton, la terre meuble rejetée par l'animal, pendant qu'il progresse, s'amasse sous son abdomen ; les soies et épines du raster l'empêchent de se répandre partout et les contractions de l'abdomen la compriment et la moulent en courts cylindres, fort peu volumineux. Ainsi se maintient une galerie relativement libre dans un sol très

Source : MNHN, Paris

instable dans laquelle l'Insecte progresse par une série de retournements en pirouettes (1).

L'existence d'une galerie est, au reste, chose exceptionnelle chez les fouisseurs de sol meuble. La locomotion habituelle consiste en une progression par reptation, comprimant ou écartant devant elle le sable, et le laissant retomber derrière elle. Dans ce genre de marche il n'y a, en somme, ni haut ni bas, aussi ne faut-il pas trop s'étonner de voir les larves de Cétoines, déposées à la lumière, ramper sur le dos, tandis que des larves d'Hybosorides, dans les mêmes conditions, rampent sur le flanc.

Le déterminisme des mouvements de fouissement a été quelque peu étudié (2). Le facteur essentiel paraît toujours être la rencontre, par la tête de la larve, d'un obstacle ; et ce sont encore les changements de consistance du milieu dans lequel elles s'enfoncent qui règlent l'ampleur des fouilles faites par les larves.

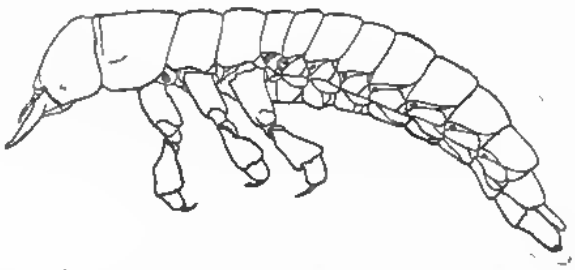


FIG. 103. — Larve fouisseuse de *Thinopinus pictus* Lec. (d'après BÖVING et CRAIGHEAD).

La vie des larves fouisseuses est sous la stricte dépendance des conditions physiques environnantes. Selon la température et l'humidité des couches superficielles, ces larves montent ou descendent dans le sol. Pour les espèces ayant une importance économique considérable : Vers-blancs ou Vers-fil-de-fer, on a étudié ces mouvements et on a pu dresser des tableaux représentatifs des déplacements au cours d'une année moyenne. Dans tous les cas on assiste à une descente en profondeur en hiver et à une tendance générale à s'enfoncer plus profondément au cours de la croissance (fig. 105).

Mais les larves ne subissent pas passivement les changements physiques de leurs milieux ; elles présentent, indépendamment des changements qui caractérisent leur développement normal, des variations physiologiques en rapport avec les variations externes. Il y a déjà longtemps que l'on a constaté que, chez les larves d'Élatérides, le point de congélation des liquides

1. B. SCHAERFFENBERG, Die Bedeutung des analen Borstenfeldes für die Fortbewegung des Maikäferengerlings (*Melolontha hippocastani* F.). *Zool. Anz.*, CXXXIV, 1941, p. 126-131, 3 fig.

2. F. SCHWERDTFEGER, Untersuchungen über die Wanderungen des Maikäferengerlings. *Zeits. angew. Entom.*, XXVI, 1939, p. 216-252, 9 fig.



Source : MNHN, Paris

du corps s'abaissait nettement en hiver (1). On avait cru que ce fait tenait à une élévation de la concentration de ces liquides. Actuellement, avec le développement de la notion d'eau de constitution opposée à l'eau d'hydratation, l'interprétation de ce fait pourrait être discutée, d'autant que, chez d'autres larves, on a pu établir l'existence d'une dissimulation de l'eau à l'automne. Quoi qu'il en soit, le fait demeure, d'un changement physiologique automnal.

D'autre part, les entomologistes appliqués américains ont fait ressortir, avec étonnement que la lutte contre les « Vers-fil-de-fer », au moyen de la submersion des zones infectées, était sans action en hiver (2) et ont supposé que ce phénomène tenait à une réduction hivernale du métabolisme larvaire. Quelques expériences de SCHAERFFENBERG montreraient qu'il ne faut invo-

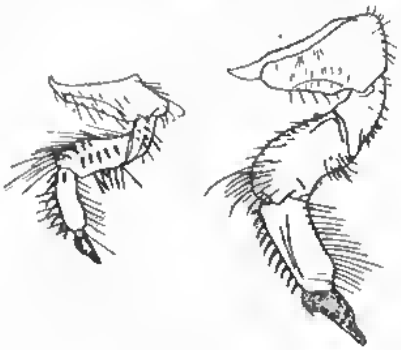


FIG. 104. — Pattes antérieure et postérieure de *Pimelia inflata* Herbst, larve fouisseuse, à la même échelle (d'après SCHIÖDTE).

quer là qu'une modification dans la perméabilité cuticulaire. En été celle-ci est très grande, puisqu'une larve plongée dans l'eau pure « éclate bruyamment ». Or en hiver ces mêmes larves peuvent se conserver trois mois entiers sous l'eau sans en mourir (3).

Pour d'autres auteurs pourtant, la cuticule des larves d'*Agrioles* est complètement perméable à l'eau (4) et WIGGLESWORTH, en attirant l'attention sur l'importance des phénomènes d'usure de la cuticule, a montré que la disparition de l'épicuticule et des couches externes de l'exocuticule, caractéristique des sujets âgés, provoquait un très net accroissement de perméabilité (5).

Dans une certaine mesure, les déplacements des larves fouisseuses sont

1. A. E. CAMERON, General survey of the Insect fauna of the soil within a limited area near Manchester. *Journ. econ. Biol.*, VIII, 1913, p. 159-209.

2. M. C. LANE, Recent progress in the Control of Wireworm. *Proc. World's Grain exhib. and Conf.*, II, 1933, p. 529-534.

3. B. SCHAERFFENBERG, Jahreszeitlich bedingte Permeabilitätsänderungen bei Elateridenlarven. *Zool. Anz.*, CXXXVIII, 1942, p. 71-79.

4. A. C. EVANS, Value of the pH scale of soil moisture for expressing the soil moisture relations of wireworms. *Nature*, CLII, 1943, p. 21.

5. V. B. WIGGLESWORTH, Abrasion of soil Insects. *Nature*, CLIV, 1944, p. 333-334.

Source : MNHN, Paris

commandés par la recherche de la nourriture. Mais les facteurs déterminants de cette recherche varient selon les groupes. A près d'un mètre de distance, les larves de *Popilia japonica* Newm. présentent une légère attraction pour les plants de blé, dont elles perçoivent la présence (1). Par contre, chez les larves de Curculionide du genre *Sitona*, les nodules bactériens de racines de Légumineuses dont elles se nourrissent ne sont perçus qu'à une distance de 2 ou 3 mm. Le hasard joue donc un rôle primordial dans la découverte de la nourriture. La direction des mouvements est alors commandée par un

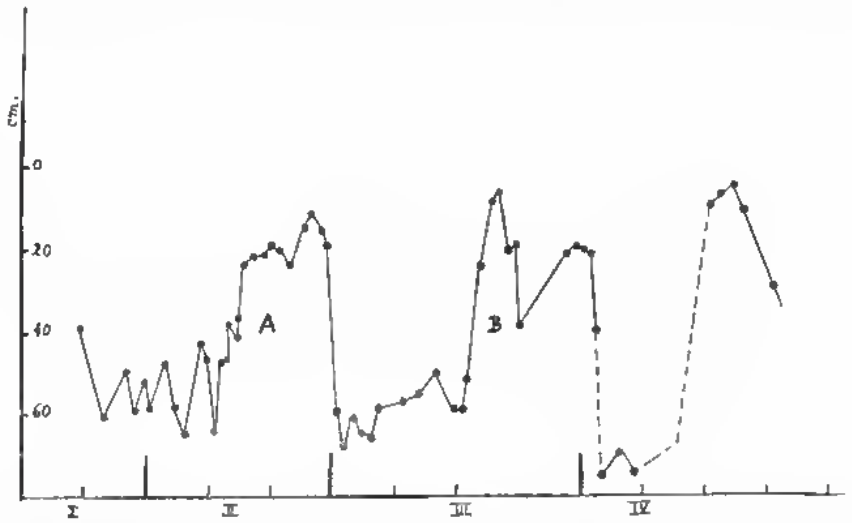



FIG. 105. — Variations saisonnières de la profondeur à laquelle vivent les larves de *Melolontha* pendant les années I à IV de leur développement. *A* et *B*, moment des deux mues larvaires (d'après SCHAERFFENBERG).

thigmotactisme très fort, un géotactisme assez accentué et un hydrotactisme sensible ; de plus, les larves reconnaîtraient la texture du sol et marqueraient une préférence pour les sols très fins (2).

A côté de ces larves fouisseuses terrestres, il faut signaler qu'il existe aussi des larves aquatiques fouisseuses. Beaucoup de larves de Coléoptères et de Diptères vivent dans la vase du fond des eaux, mais sans se creuser de système durable de galeries ; trois sous-familles d'Éphémérides, au contraire, creusent dans la vase des galeries, souvent durables (fig. 106), où elles s'abritent. Localisant leurs galeries au voisinage immédiat de la surface, elles doivent être souvent obligées de les déplacer lorsque le niveau d'eau s'élève ou s'abaisse. Mais le fouissement ne paraît pas embarrasser ces larves qui mon-

1. I. M. HAWLEY, A preliminary report on the horizontal movement of grubs of the Japanese beetles. *Journ. econ. Entom.*, XXVII, 1934, p. 503-505.

2. T. K. ANDERSEN, Reizphysiologie, Verhalten und Biologie der *Sitona lineata*-Larve. *Zeits. vergl. Physiol.*, XV, 1931, p. 749-783, 15 fig.

Source : MNHN, Paris

trent de remarquables caractères adaptatifs. Leur corps est relativement cylindrique, robuste, assez rigide ; les pattes sont courtes et robustes, munies de tarses très forts et épineux sur les pattes antérieures ; la tête s'est rétrécie, les branchies sont repliées sur le dos, et pas étalées sur les côtés ; enfin les mandibules prennent un développement extraordinaire. Elles dépassent largement le devant de la tête et sont crénelées, denticulées ou dentées sur leur marge externe, à l'opposé de tout ce que l'on observe d'habitude (1). Mais le sens de cette structure apparaît clairement lorsqu'on les observe en train de fouir. Ces pics servent à abattre des blocs de vase, délogés ensuite par les pattes antérieures, puis repoussés et enlevés par les pattes des autres paires.

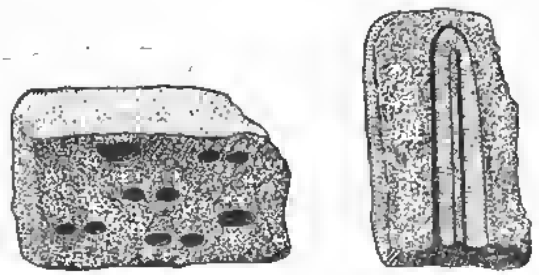


FIG. 106. — Galeries d'*Ephemera* (d'après RÉAUMUR).

**Les larves sauteuses.**

Un impresario à une exposition de Chicago fit une fois d'admirables affaires en vendant des « graines sauteuses ». Si l'entomologiste qui lui en acheta contribua à lui faire gagner de l'argent, ce fut plus, sans doute, par curiosité que par badauderie. Toujours est-il qu'il réussit à élever le « moteur » de ces graines et à découvrir qu'il ne s'agissait que de chenilles de *Carpocapsa saltitans* Ww. Ces chenilles se développent dans les fruits d'une Euphorbiacée du genre *Sebastiana* et y sont en mouvement fréquent, surtout lorsqu'elles sont exposées à la chaleur ou à la sécheresse. Rampant contre les parois de leur logis, elles le font tourner sur lui-même ; avançant plus brusquement par saccades, elles le déplacent par petits sauts. Une autre Euphorbe abrite, en Uruguay, une autre chenille sauteuse. En Afrique australe le *Scyrotis athleta* Meyr., et aux Antilles le *Conchylodes diphtheralis* H. G. ont un cocon sauteur. Sur notre Côte d'Azur et sur le littoral méditerranéen nord-africain,

1. Les mandibules, non fonctionnelles, de certains Calandrides adultes, comme les *Aphiocephalus*, présentent un aspect analogue et tout aussi ahurissant, mais sans que rien ne permette de l'expliquer par une quelconque adaptation fonctionnelle. D'autre part il n'y a pas là, même chez les Éphémères, une relation nécessaire entre la biologie et la morphologie, car l'extraordinaire larve de *Euthyplocia Sikorae* Vayss. de Madagascar, à longues mandibules saillantes, vit sous les galets des torrents de montagne.

Source : MNHN, Paris

les Tamaris nourrissent divers Charançons du groupe *Corimalia* de mœurs analogues. Il est aussi des larves de Diptères sauteurs. Dans tous les cas le mécanisme mis en jeu est analogue, mais les Diptères sautent à l'air libre, tandis que Charançons et Lépidoptères sautent seulement à l'intérieur d'une coque formée tantôt par une graine, tantôt par des débris floraux qu'agglutine un ciment d'origine stercoraire. Pour sauter, les larves, qui peuvent se plier en deux comme les branches d'un compas, se détendent d'une brusque secousse ; les deux moitiés du corps pivotent autour du milieu, qui est souvent particulièrement gibbeux, et projettent l'animal à plusieurs millimètres de distance. Le saut des *Corimalia* fut découvert dès 1856 et retrouvé seulement en 1914 par le Dr Chobaut (1).

On doit ranger ici aussi le premier stade larvaire de beaucoup d'Odonates Zygoptères. Ces larvules sont revêtues d'une membrane qui moule les appendices normaux de la larve, sans leur laisser la moindre mobilité. A l'éclosion, ces larvules se dégagent des tissus végétaux aériens dans lesquels les œufs avaient été engagés, et où leur présence avait provoqué la formation d'une sorte de galle, et tombent à terre. Elles progressent sur le sol par détentes brusques du corps, qui se bande en arc, puis s'allonge ; ces détentes provoquent des bonds, d'une amplitude souvent assez forte, qui ne se terminent que lorsque la larve tombe à la surface de l'eau, ou lorsque, épuisée, elle meurt (2).

### Les larves lumineuses.

On ne connaît de larves lumineuses que dans deux groupes d'Insectes : les Coléoptères Élatérides et Lampyrides d'une part, les Diptères Tipulides et Mycétophilides de l'autre. Chez les Coléoptères, l'appareil lumineux, comprenant un organe photogène formé d'un amas de cellules granuleuses, innervées, vascularisées et pourvues d'une riche arborisation trachéenne, est isolé du reste du corps par une masse de cellules bourrées de cristaux, le réflecteur. Cet appareil se localise dans le corps gras de la larve, soit au sommet, soit sur les côtés de l'abdomen, ou encore sur les côtés du thorax (fig. 108).

Chez les Diptères, le *Bolitophila luminosa* Hutton de Nouvelle-Zélande présente un organe lumineux situé dans les tubes de Malpighi. Leur partie proximale est photogène et leur partie distale fonctionne comme réflecteur (3). On connaît une ou deux autres espèces de Diptères lumineux, sans parler des cas de luminescence due à une infection par des Bactéries lumineuses. Dans l'un d'entre eux la lumière est émise par quatre organes lumineux

1. P. Gervais, *Ann. Soc. ent. France*, XXIV, 1856, *Bull.*, p. xciv.
2. Abbé Pierre, L'éclosion des œufs du *Lestes viridis* Van der Lind. *Ann. Soc. ent. France*, LXXIII, p. 677-484, 1 pl.
3. W. M. Wheeler et F. X. Williams, The luminous organ of the New-Zealand glow-worm. *Psyche*, XXII, 1915, p. 36-43.

Source : MNHN, Paris

disposés en deux paires à chaque extrémité du corps (1). L'animal présente un rythme nycthéméral de luminescence induit.

Chez le Diptère Mycétophile *Ceroplatus lestaceus* Dalman, le corps adipeux est légèrement lumineux chez la larve, mais ne l'est ni dans la nymphe ni dans l'imago.

On n'a pas étudié la physiologie des *Bolitophila*. Chez les Coléoptères on sait que la lumière est émise pendant la réaction d'oxydation équilibrée

Fig. 107. — Avant-corps de larve de Mélaside du Cameroun.

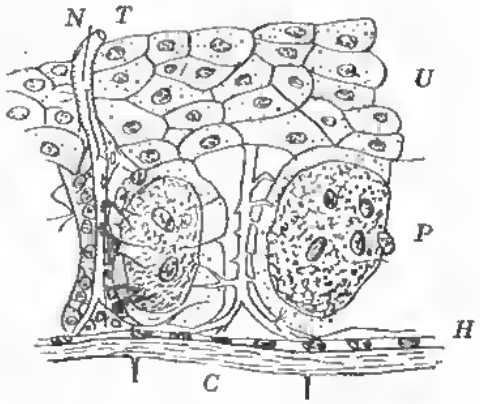



Fig. 108. — Organe lumineux de Luciole (d'après Williams). *C.* cuticule, *H.* hypoderme, *T.* trachées, *N.* nerf, *U.* réflecteur, *P.* organe photogène.

de la luciférine en oxyluciférine en présence d'une diastase thermolabile et non dialysable, la luciférase (2). Luciférine et luciférase ne sont pas strictement spécifiques. La couleur de la lumière, variable selon les espèces, et même selon les organes d'une même espèce, dépend de l'intensité de la réaction d'oxydation et est déterminée par la nature de la luciférase. L'appareil lumineux comprend essentiellement une masse syncytiale de cellules bourrées de granulations, parcourues par un dense réseau de trachées et de nerfs, localisée sous un écran formé de plusieurs couches de cellules chargées de cristaux d'urates et de guanates. La luciférine n'est mise en circulation qu'à la tombée de la nuit, et c'est à ce moment que s'ouvrent les sphincters trachéaux (3).

Chez les Coléoptères et chez le Mycétophilide étudié par Fulton, l'éclairement ne se produit, dans la nature, qu'à certaines heures ; mais le rythme nycthéméral peut persister une semaine à l'obscurité continue.

1. B. B. Fulton, A luminous fly larva with spider traits (Diptera, Mycetophilidae). *Ann. ent. Soc. Amer.*, XXXIV, 1941, p. 289-302.

2. Ces deux noms ne désignent pas une quelconque « vertu dormitive », mais s'appliquent à des substances définies, dont les propriétés physiques et chimiques sont connues avec assez de précision.

3. G. A. Emerson et M. J. Emerson, Mechanism of the effect of epinephrine on bioluminescence of the firefly. *Proc. Soc. exp. Biol.*, XLVIII, 1941, p. 700-703. — R. S. Alexander, Factors controlling firefly luminescence. *J. cell. comp. Physiol.*, XXII, 1943, p. 51-71.

Source : MNHN, Paris

### Les larves musiciennes.

Alors que les appareils sonores, à vent ou à friction, sont fort répandus chez les Insectes adultes, ils paraissent très rares chez leurs larves.

On a signalé un dispositif à frottement chez une larve d'Odonate : *Epiophlebia*. Chez celle-ci le côté des tergites III à VII porte une plage différenciée couverte de stries formées de fins granules. Il n'existe pas de peigne différencié, mais ce rôle est joué par les fémurs postérieurs, à surface lisse (1).

Diverses chenilles de Lépidoptères, y compris celles de notre Sphinx tête de mort, peuvent aussi émettre des sons. Mais c'est chez les larves de

FIG. 109. — Organe stridulant de *Ligyrus* : mandibule, maxille, rangée de dents du stipe maxillaire (d'après HAYES).

Coléoptères que la stridulation est la plus répandue. Elle paraît propre à la superfamille des Scarabéides et y affecte des formes très différentes. Chez les *Pleurosticles* (Mélolonthides, Rutélides et Dynastides), l'appareil stridulant est mandibulo-maxillaire. Une série de courtes épines plus ou moins tronquées, portées sur la face dorsale du stipe maxillaire, à peu près parallèlement au bord externe, frottent contre une aire ovalaire de la face ventrale de la mandibule (fig. 109). Selon les genres, la forme et le nombre des dents maxillaires et la netteté de l'aire mandibulaire varient beaucoup.

Chez les Hybosorides, la stridulation est obtenue par frottement du bord antérieur du labre, très fortement sclérifié, au moyen des pattes antérieures.

Chez les Lucanides, la patte intermédiaire porte de courtes épines sur sa face postérieure ; ces épines frottent contre des stries de la base des pattes postérieures.

Chez les Géotrupides, les pattes intermédiaires portent, sur leur base, une plaque striée contre laquelle vient frotter le peigne de la patte postérieure ; ce peigne est formé d'une série de courtes épines portées sur le trochanter et le fémur qui sont soudés ; tibia et griffe ont régressé et ne sont plus représentés que par une pièce très petite.

1. Syoziro ASAHINA, Tonerzeugung bei *Epiophlebia*-larven (Odonata Anisozygoptera). *Zool. Anz.*, CXXVI, 1939, p. 323-325.

Source : MNHN, Paris

Chez les Passalides (fig. 110), enfin, la disposition est analogue à celle des Géotrupides, mais le peigne de la patte postérieure est infiniment plus évolué ; cette patte ne comprend plus qu'une pièce en courte palette, articulée à sa base, tuberculée sur sa marge externe. Par analogie avec ce qui se passe chez les Géotrupides, on peut admettre que cette palette est formée par la fusion du trochanter et du fémur, avec disparition du tibia (1).

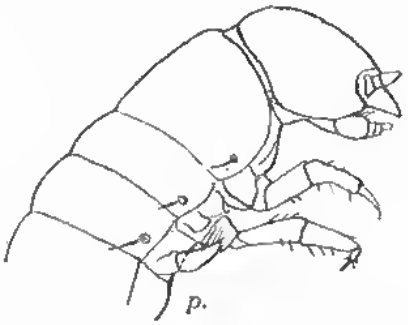



FIG. 110. — Appareil stridulant de larve de Passalide, *p.* peigne.

**Les larves inutiles.**

Normalement, chaque stade larvaire présente une activité déterminée : s'alimenter, rechercher un hôte, préparer un abri de nymphose, constituent, séparément ou diversement combinés, la base du comportement de tout stade larvaire. Il existe pourtant quelques exceptions à cette règle, exceptions qui ne s'observent que chez des larves prédatrices spécialisées ou parasites. On en a signalé chez les Drilides, et surtout chez les Méloïdes. Nous avons décrit plus haut le cycle de ces derniers. Rappelons que, vers la fin du cycle, il s'intercale un stade de repos, une pseudochrysalide, entre deux stades larvaires. Or, à ce moment, toutes les provisions disponibles ont été dévorées ; d'autre part, les Méloïdes ne se préparent aucun abri de nymphose. Par suite, le stade larvaire qui suit l'hypnothèque doit être considéré comme inutile. Il l'est si bien que, souvent, il reste enfermé dans l'exuvie hypnothécale, celle-ci demeurant rigoureusement intacte. Malgré son inutilité, cette forme larvaire est pourtant très constante ; dans certains cas, exceptionnels il est vrai, le Dr CROS a même pu constater que la première larve suivant l'hypnothèque pouvait se transformer en une nouvelle hypnothèque, suivie à son tour d'une nouvelle larve immobile. Ce ne serait qu'après ces deux stades supplémentaires anormaux qu'apparaît une nymphe normale, suivie d'un imago. Rien dans l'éthologie actuelle des Méloïdes ne permet de rendre compte de ces stades inutiles, mais leur existence mérite d'être soulignée.

1. R. PAULIAN, Les caractères larvaires des Géotrupides et leur importance pour la position systématique du groupe. *Bull. Soc. zool. France*, LXIV, 1939, p. 331-350, 18 fig.

Source : MNHN, Paris

# X. — LES LARVES SOCIALES

### Le cannibalisme normal.

Il semble que le cannibalisme soit de règle chez les larves les plus diverses. On pourrait s'y attendre lorsqu'il s'agit de formes carnassières, mais la chose est plus étonnante pour des végétariens. Et pourtant la présence d'une larve unique de Charançon, dans bien des capitules ou des fruits, par exemple, ne peut pas s'expliquer autrement. Ohaus, dans ses premières recherches au Brésil, a de même été frappé par l'intolérance des larves de Rutélides du genre *Macraspis* les unes pour les autres ; et cependant ce sont là des formes qui se nourrissent de bois pourri. Tous les éleveurs de Papillons savent aussi que maintes chenilles s'entre-dévorent très facilement. Et des larves d'Hyménoptères, pourtant bien désarmées, ont les mêmes habitudes cannibales. Dans bien des groupes on rencontre cependant des genres ou des espèces qui nous montrent une ébauche de vie sociale.

### Les groupes familiaux.

Ainsi chez les Ipides du genre *Dendroctonus*, une espèce européenne a des larves qui, d'âges divers, demeurent associées. La famille vit dans une cavité du bois des Conifères ; le bois qui sert de nourriture est attaqué sur un large front par des larves travaillant côte à côte, souvent sur plusieurs rangs d'épaisseur. De temps à autre une larve se détache de la masse et parcourt les arrières, reprenant son travail de forage en un autre point. Ainsi s'établissent, derrière la cohue larvaire, dans la sciure et les excréments, des pistes reliant entre eux les divers points d'attaque. Certains auteurs ont admis que l'activité larvaire était en quelque sorte cyclique, des individus se détachant périodiquement pour maintenir propres les pistes de l'arrière-front et écarter les cadavres. L'intérêt de ce fait tient surtout à son caractère exceptionnel, car les espèces américaines de *Dendroctonus* sont au contraire typiquement cannibales.

D'autres espèces forment aussi de petites familles où les larves sont sociables. On les connaît chez des corticoles tels que beaucoup de Staphylins. Habitant les espaces situés entre l'écorce et le tronc, et ne sortant pas des cavités de faible épaisseur, la descendance d'un couple se trouve étroitement localisée ; *Osorius*, *Leptochirus*, *Siagonium* vivent de la sorte.

Parfois, comme chez les Nécrophores ou les Passales, on admet qu'il existe des échanges alimentaires entre larves et adultes ; toujours il existe au moins une certaine tolérance entre les larves sœurs.

Source : MNHN, Paris

Chez le Tenthrède *Lyda clypeata* Kl., les larves fabriquent un nid commun, de soie très lâche, sur les arbres fruitiers. Mais le rassemblement des larves à plusieurs est absolument fortuit. Isolées, elles présentent un comportement inchangé ; groupées, elles ne montrent pas de réactions sociales (1). Là encore il n'y a que tolérance entre larves sœurs.

Dans le cas des chenilles processionnaires, le groupe montre un début d'organisation. Les très jeunes larves se placent déjà, de temps à autre, à la file, après un repas, et cheminent brièvement, par trois ou quatre. Ces larvules aussi commencent à construire une tente commune vers la base des feuilles. Ce nid se perfectionne, et se déplace chaque fois que le terrain de pacage est nettoyé. A la fin de l'hiver, le nid comprend une grande poche ovoïde prolongée vers le bas par une sorte de manche formé par les larves qui quittent ensemble le nid, en quête de nourriture, en filant un fil conducteur. A l'intérieur du nid, les aiguilles de Pin demeurent intactes. Les processions tiennent à un caractère particulier de la physiologie des chenilles. Celles-ci semblent n'avoir ni vue, ni odorat développés ; seuls le tact et le goût subsistent ; toute chenille en déplacement sécrète un fil de soie ; or toute chenille rencontrant un fil de soie sécrété par une chenille sœur s'y accroche et le suit régulièrement, sans l'abandonner. C'est en somme de ce trait que dérive le comportement spécial de l'Insecte et ces processions que la malice d'un expérimentateur peut rendre interminables lorsqu'il les amène à parcourir en un cercle sans fin le bord de quelque pot de fleur, par exemple, la tête de la colonne venant au contact de sa queue. Le déroulement de la procession a été souvent observé et vaut de nous retenir quelques instants ici.

Les caractères de la procession sont fort instructifs à examiner ; ils ont été bien étudiés par Fabre, qui paraît y avoir trouvé un de ses sujets favoris, et plus récemment par Piéron ; il nous a été donné, une fois, à Porquerolles, de pouvoir refaire quelques-unes des observations de Fabre et d'en vérifier le bien-fondé. Les processions de la chenille du *Bombyx* du Pin ne sont jamais très considérables ; ne comprenant, en principe, qu'une seule famille, elles ne dépassent pas quelques centaines de chenilles, et leur longueur est de l'ordre d'une douzaine de mètres. Quel qu'en soit le nombre, la position de ces chenilles est toujours la même : elles se suivent en se touchant. Le contact, pourtant, n'est pas nécessaire, car la chenille de tête supprimée, la seconde prend sa place et le mouvement se poursuit sans interruption. D'autre part, pendant la marche, le fil conducteur existe sous une forme visible et palpable, constitué par le fil de soie que, tout en cheminant, l'Insecte sécrète inlassablement. C'est ce fil qui retient sur la piste les individus qui suivent ; qu'il vienne à être rompu, quelque part vers le milieu de la colonne, les deux tronçons isolés déambuleront séparément, une nouvelle tête se formant au point de rupture, car le chef de file, seul, possède une certaine liberté dans le choix de son chemin ; les suivants ne peuvent que le suivre,

1. H. Schulze, Zur Biologie der Blattwespenlarve *Lyda clypeata* Kl. *Zool. Anz.*, LXIII, 1925, p. 13-32, 81-92, 4 fig.

Source : MNHN, Paris

guidés par son contact et par le fil de soie. Ce n'est qu'à leur retour dans le nid, où les ramènent les fils épars du voisinage, abandonnés au cours des sorties précédentes, que la famille se reconstituera dans son ensemble.

Lorsque l'on contraint les chenilles à suivre un circuit fermé, et on a pu les fixer sur un tel circuit pendant sept journées pleines, on peut noter les variations quotidiennes d'activité des promeneuses. En moyenne les larves adultes parcourent en hiver une dizaine de centimètres à la minute ; que la température s'abaisse, la vitesse de marche va diminuer ; de nuit il se

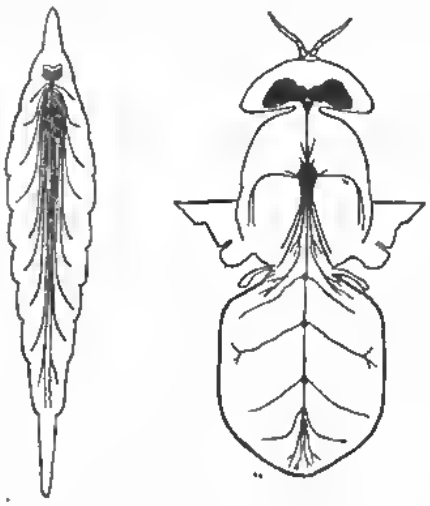


Fig. 111. — Schéma du système nerveux larvaire (à gauche) et imaginal (à droite) de *Stratiomyia longicornis* (d'après Künckel d'Herculais).

produit un arrêt. La procession peut être rompue par la fatigue des chenilles qui en font partie et qui, s'arrêtant, perdent le contact avec les individus qui les précèdent et peuvent diriger la colonne qui les suit vers de nouveaux chemins ; le froid a la même action d'arrêt. Mais la chaleur, excitant les chenilles, les amène aussi à suivre de nouvelles pistes, abandonnant la colonne principale. Tout trouble physiologique retentit, en somme, sur leur comportement.

Les facteurs physiques jouent un très grand rôle dans la formation des groupes larvaires ; c'est ainsi que les larves du Diptère *Bibio marci* L. ne s'accumulent en grands amas, sous les feuilles, que l'hiver. Dans ces « nids », les larves demeurent sans nourriture et sans grands mouvements. Mais la genèse de ces groupes n'a pas été étudiée, de sorte que l'on ne sait pas s'ils sont familiaux ou interfamiliaux.

Une analyse sociologique très détaillée du grégarisme des chenilles de *Malacosoma* a été donnée par Deegener (1). L'auteur allemand a pu établir

1. P. Deegener, Soziologische Studien an Raupen und Bemerkungen über Licht und statistichen Sinn. *Arch. Naturgesch.*, LXXXVI, 1920, p. 91-154, fig.

Source : MNHN, Paris

que le nid n'avait que le caractère d'un épiphénomène ; il n'était en rien à la base de la vie sociale de ces chenilles. D'autre part, le groupe social, formé normalement des chenilles d'un même ponte, pouvait être constitué, artificiellement, de chenilles d'âges très différents. Aussi bien au nid qu'en procession, ces groupements se conservaient stables. Bien plus, on peut obtenir des groupements stables en mélangeant les chenilles des deux espèces *M. neustrium* L. et *M. castrense* L. ; de même encore en mélangeant des *Euproctis chrysorrhoea* L. à des *Malacosoma*. On parvient à obtenir ainsi des groupes formés de trois espèces et ne montrant aucune tendance à la

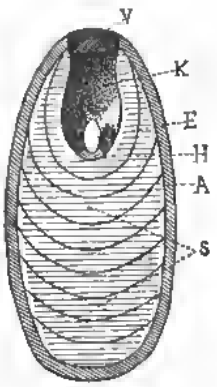



FIG. 112. — Œuf d'*Onthophagus* dans une loge (*K.*), fermée par un bouchon (*V.*), et reposant sur un coussinet (*H.*), au-dessus de strates de crottin (*S.*) encloses dans une paroi rigide (*A.*) (d'après BURMEISTER).

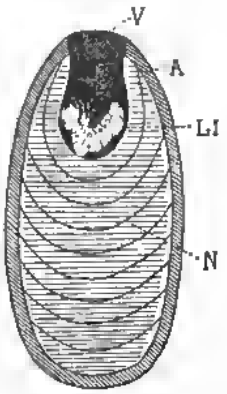



FIG. 113. — Larve d'*Onthophagus*, en place dans sa loge (d'après BURMEISTER).

dissociation en groupements spécifiquement purs. D'autre part le rassemblement des chenilles se fait aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière ; il peut se produire en l'absence de tout fil conducteur. Mais ce rassemblement n'est pas nécessaire, car des chenilles d'espèces grégaires, isolées, se développent tout à fait normalement.

L'expérience a montré qu'il n'y avait aucune intervention, dans ces groupes, de phénomènes sexuels.

D'autre part, une étude de l'orientation des migrations a permis d'établir que celles-ci étaient indépendantes de la position relative du soleil ou de l'éclairage ; mais les chenilles en mouvement savent discerner, au moyen de leurs palpes, les voies principales des voies secondaires, en se guidant sur la nature du fil conducteur.

Les essais de DEEGENER n'ont pas éliminé le rôle de l'odorat et des expériences sur les chenilles grégaires de *Pieris brassicae* L. ont montré (WOJTUSIAK, cité d'après WIGGLESWORTH) que celles-ci étaient attirées les unes par les autres, à une distance de 5 cm., par leur odeur. C'est encore l'odeur

Source : MNHN, Paris

qui leur permet de se retrouver à la piste, car elles ne sécrètent pas de fil conducteur comme le font les processionnaires.

Beaucoup d'autres Lépidoptères forment, nous l'avons dit, des communautés de chenilles, tantôt familiales : *Malacosoma*, *Euproctis*, tantôt interfamiliales : *Thaumetopoea*, *Hyphantria*, certains *Morpho*. Le comportement de ces communautés est indépendant de leur nature initiale et peut être étudié dans son ensemble. Ces communautés vivent en général dans de très vastes poches en soie.

Dans tous les cas, il existe des rapports étroits entre les conditions physiques du milieu et le comportement. Très souvent le nid commun n'est utilisé, ou même construit, que pendant les périodes défavorables. Ainsi les *Brassolis*, *Eucheria*, *Gloveria*, quittent leur nid, de nuit, pour se mettre en quête de leur nourriture. D'autre part, *Euproctis chrysorrhoea* L. et *Aporia crataegi* L. n'utilisent le nid commun qu'en hiver. Le groupement social correspond à l'hibernation, tout comme celui que réalisent les larves de *Bibio*. Mais il n'y a rien là d'absolu car, au contraire, les chenilles de *Porthesia similis* Fuessly se dispersent en hiver.

Dans d'autres cas, c'est la forme du nid qui dépend de la saison. Le nid pyramidal d'été des *Melitaea unxia* F. est cloisonné, tandis que le nid d'hiver est sans cloisons.

La sociabilité de ces chenilles ne se borne pas à l'édification, côte à côte, d'un habitat commun ou à la réalisation de voyages en troupe. Il existe une certaine coordination entre les actes des diverses chenilles. C'est ainsi que chez *Eucheira socialis* le nid commun est pourvu d'un orifice inférieur par lequel tombent les excréments. Chez *Aporia crataegi* L., ce seraient certaines chenilles qui procéderaient au rejet actif et ininterrompu de ces excréments.

Certaines formes, comme *Aporia crataegi* L., établissent la transition entre solitaires et grégaires. Grégaires au moment de la diapause, ces larves hivernent dans des bourses de feuilles rassemblées par des fils de soie ; chaque bourse est la demeure d'une larve, mais Krasniouk a observé des bourses logeant cinq chenilles.

### Les larves grégaires (1).

Nous venons de voir des larves formant de petites communautés familiales, dans lesquelles l'interattraction et l'interaction sont évidentes. Il existe aussi, souvent, des groupements larvaires sans caractère familial ; ainsi nous avons pu observer, dans le cratère des Monts Manengouba, au Cameroun, une accumulation de larves de Cétonides telle que, sous chaque pierre, ou chaque motte de terre, on pouvait en ramasser par poignées ; la plupart de ces larves, du reste, étaient mortes depuis peu, ce qui semble indiquer

1. Voir, pour la question en général, G. Fraenkel, Die Wanderungen der Insekten. *Ergebn. der Biologie*, IX, 1932, p. 1-238, 36 fig.

Source : MNHN, Paris

qu'une telle agglomération ne leur était pas favorable. De même, dans la vase de tous les polders, on peut trouver en nombre des larves de divers fouisseurs. Mais dans ces deux cas, s'il peut y avoir interaction, rien ne permet de supposer l'interattraction. Il y aurait là de simples « foules » au sens de PICARD (1), c'est-à-dire des groupements commandés par les caractères du milieu extérieur.

Parmi les groupements relevant typiquement des « foules », au sens de PICARD, on peut citer ceux des larves d'*Oligoplectrum maculatum* Fourn. Ce Trichoptère se rassemble dans les zones de courant maximum, mais seuls les caractères du courant en déterminent l'agglomération (2).

Cependant, chez certains Éphéméroptères, PESSON a signalé des groupements analogues de larves prénymphales, groupements qui seraient sous la dépendance de facteurs internes et non de facteurs externes. Aussi ne peut-on se prononcer qu'avec beaucoup de prudence sur le caractère de ces rassemblements.

L'agglomération des larves en grandes masses peut parfois s'expliquer par des phénomènes mécaniques. C'est ce qui se passe pour les larves de Gastrophiles qui se groupent en amas très serrés sur une région précise des muqueuses gastriques, sans doute en des points relativement abrités des contractions péristaltiques.

Mais il est des cas, rares il est vrai, où les larves montrent un véritable grégarisme, dépassant de loin, en ampleur, le groupe familial et présentant un des traits les plus caractéristiques de ce phénomène : le panurgisme. Comme il est de règle alors, ces larves montrent des phénomènes de déplacements massifs, de migrations. Nous avons déjà parlé des excursions faites par les chenilles processionnaires ; ici il s'agit de déplacements de bien plus grande envergure, sans retour au nid ni, pour autant que l'on sache, arrêt pour se métamorphoser. On en a signalé chez les Lépidoptères : *Noctuidae* : *Heliophila unipuncta* Haw., le véritable « army-worm » des auteurs américains, *Laphygma frugiperda* S. et A., le « fall army-worm », *Prodenia eridana* Cram., aux États-Unis ; *Noctua Ewingii* Westw. en Tasmanie ; *Phyctaenodes sticticalis* L. en Russie. On en connaît aussi chez les Diptères Mycétophilides dans le genre *Sciara* en Europe, les « Heerwürmer », « Vers militaires » des auteurs européens.

Dans le cas des Lépidoptères, on a souvent signalé de petits déplacements en masse de chenilles d'espèces diverses, déplacements commandés par la recherche de la nourriture, épuisée par les chenilles en surnombre. Ces petits mouvements se reproduisent avec une certaine périodicité, comme varient les nombres d'individus d'une espèce sur une aire donnée ; ils ont

1. On peut conserver le terme de PICARD, mais il est manifestement impropre, car on ne saurait nier l'interattraction des divers éléments d'une foule et le rôle de cette interattraction dans le rassemblement même des individus.

2. M. DELPERÉE, Les colonies larvaires d'*Oligoplectrum maculatum* Fourn. *Ann. Biol. Lac.*, XI, 1922, p. 78-84, 3 fig.

Source : MNHN, Paris

surtout été relevés chez *Pieris brassicae* L. Analogues chez *Phytometra gamma* L., ils ont parfois plus d'ampleur. Mais les mouvements des « army-worms » n'ont pas la même signification. Ils se produisent même lorsque la nourriture n'est pas épuisée ; leur direction est quelconque, mais n'est pas arrêtée par les obstacles naturels : ils se jettent dans les cours d'eau et s'y noient en quantités invraisemblables. On a vu des armées d'*Heliophila*, larges de 2 à 3 milles, parcourir en ligne droite 6 à 7 milles. L'allure est

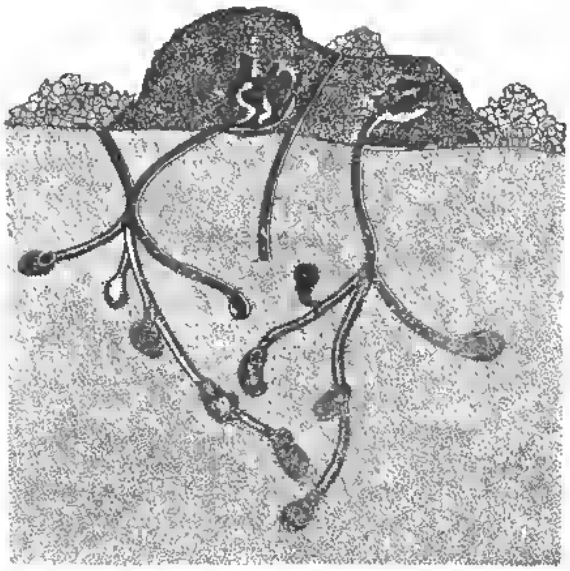


FIG. 114. — Nidification d'*Onthophagus* (d'après BURMEISTER).

variable, entre 10 et 30 mètres à l'heure. La marche s'interrompt pendant les chaleurs de la journée d'après certains auteurs, de nuit d'après d'autres, peut-être simplement en fonction de la température.

Les déplacements des larves de *Sciara* présentent les mêmes caractères : non dépendance des conditions de nutrition et direction indépendante des obstacles. Leur marche est d'environ 1 m. à 1 m. 50 par heure. Lorsque deux colonnes de *Sciara* se rencontrent, elles fusionnent et continuent leur marche dans une nouvelle direction. A l'arrêt, les larves s'enterrent isolément, pour ressortir ensuite et reformer leur masse. Pendant la marche, les positions relatives des divers individus se modifient sans cesse, les larves se déplaçant les unes par rapport aux autres. La périodicité des mouvements est de 13 à 14 heures (1).

On n'a pas étudié jusqu'ici, semble-t-il, la genèse de ces déplacements, mais tout porte à croire que le changement de comportement présenté par

1. E. KJELLANDER, Einige Versuche mit Heerwürmern in Schweden... *Kungl. fysiograf. Sällsk. Lund Förhandl.*, XIII, 1944, p. 105-123.

Source : MNHN, Paris

les larves est directement en rapport avec l'accroissement de la densité de la population locale au delà d'une valeur limite, absolument comme c'est le cas pour les Orthoptères migrateurs. Il n'y a, en tous cas, ni action reconnaissable des facteurs externes, ni recherche de la nourriture.

### Les cocons doubles.

Parmi les formes de sociabilité primitive dont l'étude a été assez poussée, il faut citer le cas curieux des cocons doubles de Vers à soie. Désastreux pour le sériciculteur, ce phénomène a été fort étudié ; il consiste essentiellement en la fabrication, par deux larves de *Bombyx*, d'une enveloppe unique.

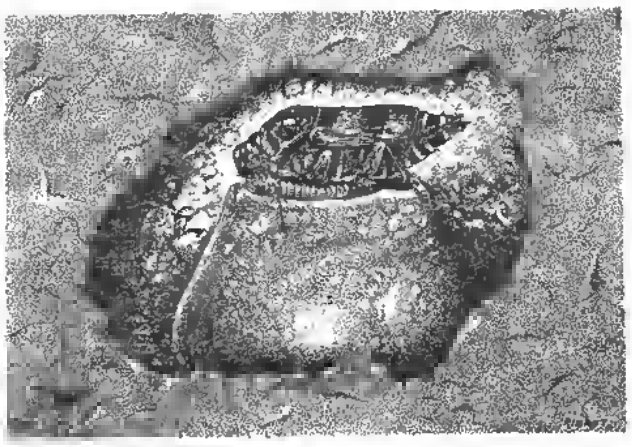


Fig. 115. — Larve de *Necrophorus* nourrie par la mère (adapté de Pukowski, d'après Paulian).

*A priori* on pourrait croire que cette association est sous la dépendance d'une trop grande densité des larves. Certes ce facteur intervient, mais il n'est pas le seul, ni même sans doute le plus important. D'autres facteurs externes jouent aussi. Et, point plus remarquable, on a pu démontrer que des facteurs internes, génétiques, avaient un rôle de premier plan. Certaines races sont, toutes choses égales d'ailleurs, infiniment plus portées que d'autres à présenter des cocons doubles (1).

La tendance à la formation de cocons communs se retrouve chez d'autres Lépidoptères : *Eriogaster*, *Hyponomeuta*, mais existe aussi chez des Hyménoptères : Tenthrèdes brésiliens du genre *Dielocerus* et divers Chalcidides à larves parasites. Selon les cas, il s'agit d'un groupement côte à côte de cocons indépendants ou de la formation d'un cocon commun, ou encore de la fabrication en commun d'une enveloppe recouvrant les cocons individuels,

1. S. Inomata, Experimental studies on the effect of « Kambara » Earth upon the double cocoon formation in the silkworm. *Trans. 4 th Ent. Int. Congr. Ithaca*, 1928, p. 534-535.

Source : MNHN, Paris

comme chez les *Coenosteyia*. Dans ce dernier cas, les cocons individuels sont souvent disposés selon un ordre précis, caractéristique de chaque espèce. Cette disposition régulière peut aussi s'observer, sans qu'il y ait fabrication d'une enveloppe unique : les cocons du *Pseudolimacodes brunneus* Viette, de Madagascar, sont ainsi placés en une série linéaire au long des rameaux de la plante nourricière.

D'après Grassé, ces cocons doubles (ils peuvent grouper jusqu'à huit larves de *Bombyx*) marqueraient une ébauche de vie sociale. Toujours est-il que d'après Brocadello, dans 80 % des cas, lorsqu'il n'y a que deux vers réunis, ceux-ci sont, l'un mâle, l'autre femelle.

### Physiologie du grégarisme.

Le problème n'a été qu'effleuré chez les larves. Pourtant Matthée a montré que les larves grégaires de deux Noctuides avaient une teneur en corps gras et en acide lactique supérieure à celle des larves solitaires, tandis que leur teneur en acide urique était inférieure à celle des larves solitaires. Mais ces différences, constatées sur des larves adultes, prépupales, ne font que traduire une différence dans le métabolisme fondamental des chenilles, sans en expliquer l'origine (1). Des observations récentes d'auteurs sud-africains ont cependant établi l'existence chez plusieurs Noctuides d'une différence de couleur entre forme grégaire (sombre) et forme solitaire (claire) ; ces différences sont de même sens que celles que l'on observe chez les Acridiens (2).

1. J.-J. Matthée, Biochemical differences between the solitary and gregarious phases of Locusts and Noctuids. *Bull. ent. Res.*, XXXVI, 1945, p. 343-371.

2. Voir surtout J. C. Faure, *Farming S. Afr.*, XVIII, 1943, p. 69-78 ; — *Agric. Res. Inst. Ser.* 3. *Dept. Agric. Forest. U. S. Afr. Sc. Bull.*, 234, 1943.



Source : MNHN, Paris

# XI. — LES RAPPORTS ENTRE LARVES ET ADULTES

En n'envisageant naturellement ici que des rapports intraspécifiques, on peut concevoir deux ordres de relations entre larves et adultes.

D'une part, se pose la question des rapports de continuité entre une larve et l'adulte qui en dérive ; d'autre part, il peut s'établir des échanges divers entre les larves et leurs parents adultes.

### La continuité psychique.

On sait, depuis le début du siècle (recherches de C. PÉREZ), que la métamorphose s'accompagne de remaniements histologiques profonds de la

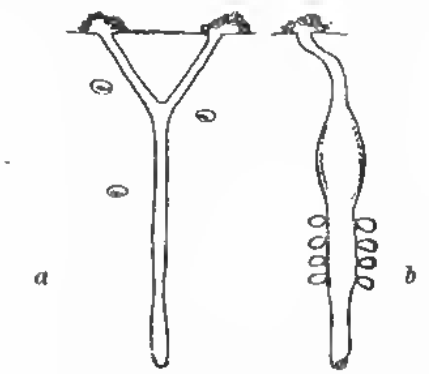



FIG. 116. — Galeries de ponte de *Blediue* (d'après LARSEN) : *a. Blediue arenarius* Payk. ; *b. B. tricornis* Herbst.

plupart des organes : tube digestif, glandes, muscles, etc. ; mais on pourrait supposer que le système nerveux était moins touché par la transformation, et que, siège des sensations et de la mémoire, il se transmettait tel quel, de la larve à l'adulte. Celui-ci recueillerait l'héritage des souvenirs larvaires. Ainsi s'expliquerait que tant d'Insectes floricoles aillent pondre dans le fumier, que tant de buveurs de nectar tuent pour leurs larves des Sauterelles ou des Chenilles.

Une simple dissection montre pourtant que le système nerveux lui-même est très profondément remanié à la nymphose : on constate souvent, par exemple, une extrême concentration des ganglions. Le mécanisme histologique de ces changements n'a pas encore été analysé de près, mais leur existence et leur importance sont certaines (fig. 111).

Source : MNHN, Paris

Cependant, même chez les Diptères, les remaniements du tissu nerveux sont peut-être moins importants qu'on ne pourrait le déduire des données de l'anatomie microscopique. En effet, TRAGER a pu montrer que, à l'opposé de toutes les autres cellules somatiques, les cellules nerveuses ne présentent pas d'accroissement de taille pendant la vie larvaire et, par suite, passent sans changement à l'adulte (1).

Faudrait-il, comme d'aucuns l'ont fait, nier toute transmission de souvenirs de la larve à l'adulte et considérer ces deux stades comme rigoureusement distincts ? Certes non, du moins en donnant au mot « souvenirs » un sens très large.

Divers expérimentateurs américains, travaillant sur des questions d'entomologie forestière, ont pratiqué une série d'expériences fort élégantes. Ils ont choisi des espèces de Coléoptères Cérambycides capables de vivre sur des essences végétales différentes, mais ayant une préférence très marquée pour une espèce donnée. Soit en transplantant de très jeunes larves, soit en ne donnant aux femelles, pour y effectuer leur ponte, qu'une essence différente de la normale, ils sont parvenus à élever quelques générations dans ces nouvelles conditions. Or, de génération en génération, le nombre d'individus qui choisissaient la nouvelle essence, pour y pondre, allait croissant. On aboutissait à des individus qui, pratiquement tous, préféraient à l'ancienne nourriture la nouvelle. Ce goût acquis se conservait pendant des générations, mais on pouvait aussi, si on le désirait, faire l'expérience inverse et, par des élevages bien menés, ramener l'espèce à sa plante nourricière initiale.

La même expérience a été faite avec des chenilles ; elle réussirait sûrement aussi avec des Tenthrèdes.

C'est dire que le fameux « sens botanique » de FABRE, le souvenir préférentiel de certaines sensations olfactives ou gustatives, peut se transmettre de la larve à l'adulte.

D'autre part, von BORELL DU VERNAY a cru pouvoir montrer que les *Tenebrio* adultes conservaient des traces du dressage auquel on soumettait leurs larves (2).

Cette continuité psychique, pour aussi rudimentaire qu'elle puisse être, suffit, de par sa simple existence, à rendre admissible l'idée d'une acquisition progressive des instincts, le patrimoine instinctif pouvant s'accroître de série de générations en série de générations, chez l'Insecte, tout comme il paraît s'accroître, à l'expérience, chez le Rat contraint de résoudre un problème de labyrinthe. Mais, et comme c'est le cas chez le Rat, les divers groupes devaient présenter au départ d'inégales dispositions à résoudre les problèmes.

1. W. TRAGER, The relation of cell size to growth in Insect larvae. *Abstr. Anat. Rec.*, LX, 1934, p. 29.

2. W. v. BORELL du VERNAY, Assoziationsbildung und Sensibilisierung bei *Tenebrio molitor* L. *Zeits. vergl. Physiol.*, XXX, 1942, p. 84-116.

Source : MNHN, Paris

### Échanges entre parents et descendants.

Il est d'usage de considérer que l'Insecte adulte ne connaît pas sa descendance ; l'idée a été génératrice de clichés sans nombre qui encombrent aussi bien la littérature scientifique que la littérature tout court. Pourtant le fond est très souvent inexact. Dans nombre de groupes, les adultes coexistent, au moins chronologiquement, avec leurs larves.

Bien plus, il est des Insectes, même parmi les formes solitaires, où les parents prennent soin de leur descendance. Nous ne voulons pas parler ici de tous ces cas de nidification complexe où la mère prépare pour les larves le vivre et le couvert, mais de ceux où l'un ou l'autre parent, ou les deux,

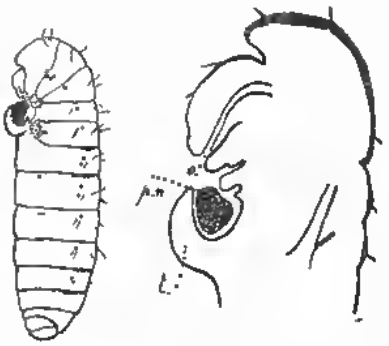



Fig. 117. — Larve de *Pseudomyrma gracilis*, et détail du trophophylax (*t.*) et de la pelote nourricière (*p. n.*). En *o.* orifice buccal (d'après Wheeler).

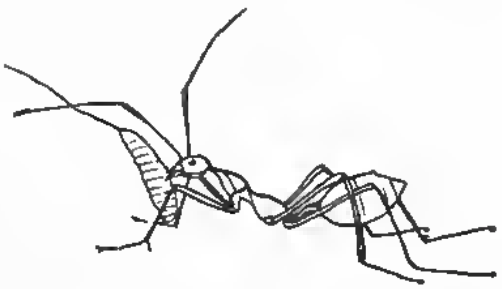


Fig. 118. — Larve d'Oecophylle transportée par une ouvrière et émettant un fil de soie (d'après Escherich).

s'occupent effectivement de leurs larves pendant tout ou partie de la vie de celles-ci.

Souvent ces soins se limitent à la période du premier intermue. Un *Pterostichus*, des Cassides et une Galérucelle restent ainsi au voisinage des larvules encore grégaires, les couvrant même parfois de leur corps. De même les adultes des Tenthrèdes du genre australien *Perga* gardent les larves.

D'autres, comme les *Copris*, passent toute la durée de la période larvaire dans la crypte souterraine qui abrite les berceaux des larves, parcourant ceux-ci et les frottant sans relâche.

Parmi les Hyménoptères, les *Bembex* approvisionnent en viande fraîche leurs larves, établies dans de petites loges creusées sous le sable. Pendant toute la vie larvaire, ils maintiennent le garde-manger constamment garni. Chez certains *Odynerus* et *Synagris*, chez les *Zethus* et *Zethiusculus*, les choses se passent de la même manière.

Les *Necrophorus* nourrissent leurs larvules à la becquée (fig. 115) ; après chaque mue, pendant quelque temps, le même fait se reproduit, avant que les larves ne puissent exploiter seules la boule de chair préparée par la mère dans sa retraite souterraine.

Source : MNHN, Paris

Chez les Passales, d'après certains observateurs, les larves seraient nourries à la becquée par les adultes et formeraient avec eux de petites familles répondant à des sortes de signaux sonores codifiés ; mais les faits mériteraient d'être repris.

Chez beaucoup d'Ipides et de Platypodides, les « ambrosia-beetles » des auteurs, les larves se développent dans de courtes galeries, creusées par les parents dans le bois ou les graines. Elles s'y nourrissent de productions cryptogamiques déterminées, et HUBBARD, à qui l'on doit le premier essai de reconstruction logique des mœurs de ces curieux Insectes, affirmait que, privées de leurs parents, les larves ne tardaient pas à périr, étouffées par une végétation cryptogamique envahissante, appartenant à d'autres essences que celles qu'elles peuvent utiliser. D'autre part, on a pu établir que l'ensemencement des galeries larvaires en cryptogames était dû à l'action bien involontaire de la mère qui transporte des spores de moisissures dans des pores de son thorax, l'excavation postérieure de ses élytres ou son jabot.

Chez les Fourmis du genre *Sericomyrmex*, les larves se nourrissent des mycéliums qui se développent dans les nids ; elles sont transportées par les ouvrières adultes sur des pâtures fraîches. Le transport des larves est, du reste, fréquent chez les Fourmis qui placent constamment le couvain dans des conditions de température et d'humidité rigoureusement déterminées.

Un fait du même ordre aurait été vu par FISKE en Afrique Orientale. Une espèce de Fourmi transporterait ses larves hors de son nid pour les maintenir la bouche contre l'anus de certains Pucerons dont elles absorbent de la sorte la sécrétion anale.

Dans tous les cas la larve seule paraît retirer un avantage de son association prolongée avec ses parents. Du moins ne voit-on pas bien l'avantage qu'y trouve l'adulte.

Pas davantage l'adulte de Pseudomyrminés ne tire profit de ses larves. Chez ces formes, les larves ont une poche sous la bouche, le *trophophylax* (fig. 117). Les ouvrières y déposent des pelotes formées de leurs produits de rebut : débris râtissés sur leur corps, fragments d'aliments non ingérés. Et c'est de ces débris que les larves se nourrissent.

Dans d'autres cas, c'est l'adulte seul qui paraît bénéficier de son association avec ses larves. Ainsi les *Oecophylla* et quelques espèces de *Polyrrhachis* et de *Camponotus* néotropicaux utilisent leurs larves dans la construction de leur nid. Ces Fourmis habitent un nid formé de feuilles d'arbres cousues entre elles par des fils de soie. Or ces fils de soie sont sécrétés par les glandes salivaires des larves tenues par les ouvrières entre leurs mandibules et maniées comme une sorte de navette (fig. 118).

Le plus souvent pourtant les échanges de nourriture entre larves et adultes sont réciproques.

A la base de cet échange, sous sa forme la plus primitive, il faut placer toute une série d'Hyménoptères paralyseurs. Ces espèces alimentent leurs larves avec des proies paralysées à coup d'aiguillon ; mais les adultes utilisent et

Source : MNHN, Paris

recherchent les sucs qui s'écoulent des plaies de leurs proies et, parfois aussi, elles savent faire régurgiter à celles-ci le contenu de leur jabot, qu'elles lèchent activement. Presque toujours cette absorption de nourriture précède la ponte. Chez les Béthylides du genre *Scleroderma*, la préparation de la proie est bien plus compliquée. Ces petits Hyménoptères s'attaquent à de très grosses larves, en particulier à des larves de Cérambycides. Pendant un temps assez long, qui peut durer quatre jours, la femelle parcourt le corps de sa future proie, la piquant de place en place, en commençant par la région des muscles mandibulaires, et pinçant sa victime entre temps. Le *Scleroderma* ne cesse de piquer sa proie que lorsque celle-ci est complètement flasque. Elle se met alors à lécher les sucs s'écoulant des plaies. Cette nourriture entraîne un très rapide gonflement de l'abdomen, avec une maturation accélérée des glandes génitales. Lorsque les œufs sont mûrs, la mère les dépose en divers points du corps de la larve paralysée. Les larvules parasites se fixent sur leur proie et y vivent en ectoparasites. Mais la mère reste près de ses larves, se nourrissant elle aussi des exsudations de sa proie et y élevant même, parfois, plusieurs couvées successives.

Il n'y a là qu'une utilité indirecte à la préparation de la nourriture des larves.

Dans d'autres cas, ce sont les larves elles-mêmes qui produisent des substances recherchées par les adultes.

De tels faits n'ont été signalés jusqu'ici que chez les Hyménoptères.

Chez les Guêpes, les Abeilles ou les Fourmis, toujours, la larve est apode, très peu mobile, fragile, incapable de se suffire à elle-même. Même s'il n'y a là que l'aboutissement d'une longue évolution régressive, celle-ci conditionne actuellement l'approvisionnement de la larve par l'adulte. Mais chez nombre d'Hyménoptères solitaires, la larve est également impotente, et il ne se forme pas de société. C'est que, parmi les facteurs conditionnant celle-ci, figure la « trophallaxie » ou échange de nourriture. La larve ne se borne pas à absorber les aliments fournis par l'adulte, elle sécrète des sucs agréables à celui-ci, ou lui est utile d'autre manière. Cet échange de services forme le ciment de la Société d'Insectes. Il a été d'abord observé et décrit par Roubaud sous le nom d'oecotrophobiose. L'auteur français insistait, à juste titre, sur l'importance primordiale de ce fait dans l'organisation des Sociétés de Vespides. C'est Wheeler qui en a généralisé le principe, en substituant à oecotrophobiose le terme de trophallaxie.

Dans le système trophallactique, les larves peuvent être nourries des substances les plus diverses : excréments pour les Termites, salive régurgitée pour les Fourmis, fragments d'insectes pour les *Polistes*. De même elles sécrètent des substances très variées, attractives pour les adultes. Chez les *Polistes*, les adultes recherchent les gouttelettes que rejettent les larves nourries ; chez d'autres, ce sont les excréments larvaires, des sécrétions glandulaires spéciales, qui sont attractives pour les imagos. Parfois la sécrétion attractive change au cours du développement. C'est ce qui se produit chez les *Pachysima*.

Source : MNHN, Paris

Les larvules sont pourvues, sur les côtés du corps, d'énormes appendices exutoires qui produisent une substance avidement recherchée par les adultes ; ces larvules doivent à cette particularité le nom de *trophidium* (fig. 119). Au cours des stades suivants, les appendices sécrétoires se résorbent progressivement, tandis que les glandes salivaires se développent et émettent à leur tour un produit apprécié des adultes. Il vaut la peine d'être noté que toutes les larves pratiquant une trophophyllaxie spécialisée, pourvues d'organes sécrétoires spéciaux, ont un corps adipeux extraordinairement développé. Elles tendent à la physogastrie, tout comme les larves de termitophiles et de myrmécophiles douées du pouvoir de sécrétion de substances attractives. Influence de la gourmandise ?

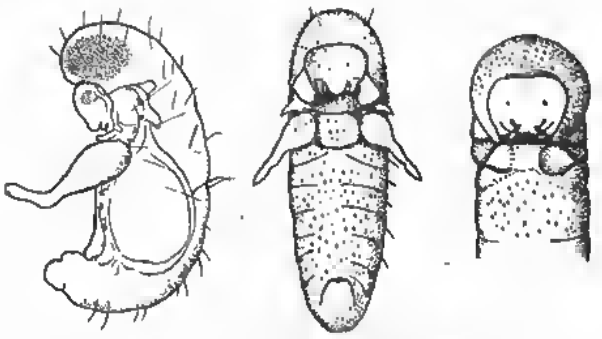


FIG. 119. — Larves aux stades I, II et IV de *Pachysima latifrons*, montrant la réduction des organes exsudatoires (d'après WHEELER).

Des études de ROUBAUD et de WHEELER on peut conclure que c'est l'obligation pour la larve d'être nourrie par l'adulte qui réalise la société, la longévité accrue des adultes qui en assure la possibilité d'existence et la trophophyllaxie qui lui donne sa solidité.

De plus, dans l'idée de ROUBAUD, le devenir de la larve serait modifié par la fréquence plus ou moins grande des appels faits par les ouvrières aux sécrétions larvaires. Ces appels, du reste, se font souvent sans douceur. Les ouvrières de *Belonogaster* peuvent ainsi saisir la tête d'une larve entre leurs mandibules, secouer celle-ci en tous sens, puis la renfoncer dans sa cellule, lorsque les procédés d'excitation usuels, comme les mouvements des ailes, sont demeurés sans succès et n'ont pas provoqué de réponse satisfaisante de la larve.

Les larves de Fourmis ne sont pas seulement nourries par les ouvrières, elles sont aussi soignées par elles, transportées sans cesse d'une région du nid dans l'autre, selon la température et l'humidité réalisée. Pour ce transport, les ouvrières prennent les larves entre leurs mandibules. Dans certains genres, les larves portent sur le dos des soies épineuses ou crochues, très développées (fig. 120) ; elles peuvent alors être réunies en paquets par l'enchevêtrement des soies de plusieurs individus et l'ouvrière peut transporter

Source : MNHN, Paris

d'un seul coup un assez grand nombre de larves. Mais, en décrivant ces formations particulières chez des *Crematogaster* et des *Camponotus*, EIDMANN fait remarquer qu'elles servent aussi à fixer solidement les larves aux parois des cellules (1).

Chez les Insectes sociaux, l'action des adultes ne se borne pas à fournir leur nourriture aux larves et à les soigner, elle peut aussi modifier dans une certaine mesure leur devenir morphologique et physiologique. Les faits sont encore assez incertains et très discutés. On sait de façon certaine qu'une larve d'Abeille, future ouvrière, placée dans une cellule de reine, donne naissance à une reine, et que cette transformation ne peut tenir qu'à une modification,

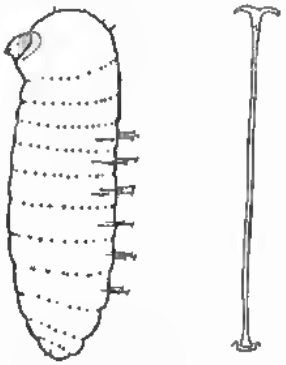


FIG. 120. — Larve de *Crematogaster impressa* Em. et détail d'une soie crochue (d'après EIDMANN).

sans doute plutôt qualitative que quantitative, de la nourriture donnée par les adultes. On ne peut guère interpréter autrement les troubles qui atteignent les Fourmilières abritant des *Lomechusa*.

Le fait que les diverses castes, et, à l'intérieur de chaque caste, les divers types, de soldats et d'ouvrières de Fourmis, sont bien caractérisés a été invoqué comme argument en faveur de l'origine génétique de ces subdivisions de l'espèce. Mais il est bon de rappeler ici les particularités observées dans la croissance de certains Mammifères. Ainsi, d'après CASTLE, la croissance d'une forme hybride de Lapin suit d'abord la croissance de l'un des parents, puis, à une taille donnée, prend une allure différente, nouvelle, caractéristique de l'hybride. On peut rapprocher ceci des discontinuités observées dans la croissance de nombreux Crustacés. On pourrait alors concevoir très facilement, semble-t-il, que des individus appartenant à la même forme génétique puissent, selon leur taille, s'établir autour de plusieurs types morphologiques, différents et stables chacun pour son compte.

Une forme spéciale de société, que nous ne pouvons que citer ici, car elle

1. H. EIDMANN, Zur Kenntnis der *Crematogaster impressa* Em. (Hym. Formicidae) und ihrer Gäste. *Zool. Anz.*, CXXXVI, 1941, p. 207-220, 5 fig.

Source : MNHN, Paris

tient aux mœurs imaginales et non larvaires, est réalisée par les Fourmis esclavagistes, associant des larves d'autres espèces, déterminées du reste avec précision, à leurs colonies.

Enfin, chez les Hyménoptères sociaux et chez les Passalides (1) les parents collaborent avec les larves dans la construction de la coque nymphale.

Un type d'interaction entre larves et adultes, qui jusqu'ici paraît tout à fait isolé, est celui qui est à la base du comportement des *Ecilon*. Ces Fourmis Amazones sud-américaines montrent une activité rythmique. Leurs raids sont fréquents quand les larves sont nombreuses ; ils cessent pendant la nymphose qui se produit en bloc pour une série de larves, la ponte ayant lieu par paquets. SCHNEIRLA suppose que le comportement spécial du rezzou est déterminé par la fréquence des heurts entre larves et adultes. Peut-être faudrait-il aussi invoquer des phénomènes nutriciels (2).

### La classification des larves.

Un des problèmes posés par l'étude des larves est celui de leur classification. Les naturalistes cherchent toujours à répartir en catégories ordonnées les organismes qu'ils étudient. On sait mieux ainsi de quoi l'on parle... et on satisfait un certain sens cartésien qui paraît inné. L'établissement d'une classification domine donc les préoccupations des naturalistes, passant bien avant les recherches biologiques dans l'histoire des sciences. Mais très tôt, on ne s'est plus satisfait des classifications artificielles, du type de la classification linnéenne, qui, par l'emploi d'un caractère donné, parfois sans aucune importance en soi, a permis de répartir en groupes les organismes. Avec le transformisme on s'est mis à rechercher des rapports naturels entre les êtres à étudier. La classification moderne prétend tenir compte de la parenté réelle des organismes entre eux. Mais cette classification, qui, dans toute la classe des Insectes, s'appuie de plus en plus sur la structure de l'appareil copulateur, est basée sur l'étude des adultes. On a souvent cherché à utiliser aussi les caractères larvaires et l'on a maintes fois tenté d'établir une classification parallèle des imagos et des larves. Maintes fois aussi on a refusé toute valeur à ces essais, affirmant qu'il n'y avait de systématique valable que des adultes. Certes l'évolution des larves, dominée par les problèmes alimentaires, est plus fortement remaniée par des caractères adaptatifs que ne l'est l'évolution imaginale. Mais il n'y a aucune raison pour que l'on ne puisse pas retrouver des caractères larvaires « paléogénétiques », primitifs et non adaptatifs, qui fournissent une taxonomie larvaire parallèle à la taxonomie imaginale. La chose a été tentée pour divers groupes, surtout pour les Coléoptères. Le fait que le schéma systématique obtenu se superpose assez exacte-

1. C. W. MILLER, The pupa case building activities of *Passalus cornutus* F. (Lamellicornia). *Ann. ent. Soc. America*, XXV, 1932, p. 709-712.

2. F. C. SCHNEIRLA, A theory of army-ant behavior based upon the analysis of activities in a representative species. *Journ. comp. Psychol.*, XXV, 1938, p. 51-90, fig. Le comportement des *Anomma* africains obéirait, selon COHIC, aux mêmes règles.

Source : MNHN, Paris

ment au schéma proposé indépendamment pour les adultes prouve assez que l'idée de base était juste.

Cependant tous ces essais appellent une remarque. Autant les caractères de famille, et surtout de genres, sont habituellement nets, autant, le plus souvent, les caractères spécifiques sont faibles et limités à quelques caractères de coloration (chenilles par exemple), de chétotaxie (larves de Scarabéides ou de Charançons) ou d'ornementation des pièces chitineuses (Culicides).

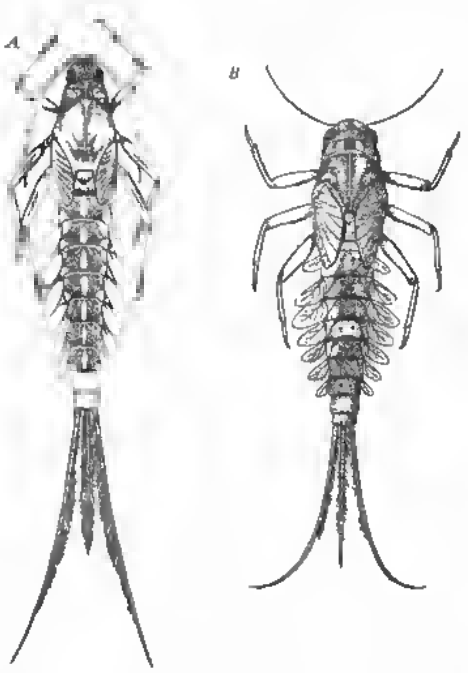



FIG. 121. — Les deux types de larve de *Baetis primulus* Burm.
*A*, forme des torrents alpins. — *B*, forme d'Auvergne (d'après Mlle VERRIER).

Dans bien des cas ces différences sont pratiquement inexistantes même pour des espèces qui, à l'état adulte, sont parfaitement caractérisées. Cela doit tenir, dans une large mesure, au caractère primitif des larves ; si celles-ci vivent dans des conditions analogues, il n'y a aucune raison pour qu'elles différencient des caractères particuliers, et les larves seront beaucoup plus homogènes que les adultes. Parmi les Chironomides, au contraire, les caractères larvaires sont souvent plus tranchés que les caractères imaginaux et permettent une identification spécifique plus aisée. L'explication de ce fait nous échappe, d'autant plus que ces larves ont souvent des biologies sensiblement identiques.

Une place à part dans ce problème doit être réservée aux cas des races biologiques de Cécidomyides. Chez ces Diptères phytophages, dont la systé-

Source : MNHN, Paris

matique est fort complexe, on a pu caractériser à l'intérieur d'une espèce des races dont les larves vivent aux dépens, l'une d'une céréale, l'autre d'une autre céréale ; et le passage d'une plante à l'autre ne paraît pas possible. Or rien dans la morphologie imaginale ne sépare les adultes correspondants, Il faut donc admettre que la séparation en races, ébauche d'une future séparation des adultes, a débuté chez les larves. L'isolement, facteur essentiel de la formation des espèces, ne peut jouer que sur le stade larvaire. C'est donc sa systématique qui doit être prise en considération, et non celle des adultes, conclusion qui justifie la nécessité des études de taxonomie larvaire,

### Le polymorphisme larvaire.

Dans certains cas il existe cependant un véritable polymorphisme larvaire, correspondant à de la poecilogonie directe, au sens de Giard. Le cas est très net chez les Éphéméroptères. Ainsi la larve de *Baetis pumilus* Burm. se rencontre dans les torrents des Alpes et en Auvergne sous deux formes extrêmement différentes. Dans les Alpes, elle est longue, étroite, avec des branchies en ovale irrégulier, le cerque médian bien plus court que les cerques latéraux, à coloration plus pâle. Les individus de la Couze Pavin sont plus courts, plus foncés, à branchies en ovale régulier et cerque médian de peu plus court que les latéraux. Les pièces buccales présentent aussi d'importantes différences. La signification de ce polymorphisme nous échappe, mais il faut noter qu'en d'autres localités les formes larvaires de ce *Baetis* sont intermédiaire entre les deux formes extrêmes (fig. 121) (1).

Chez *Anopheles quadrimaculatus* il a aussi été possible d'isoler deux lignées à adultes identiques, mais dont les larves étaient de coloration constamment différente (2).

Il ne faudrait pas oublier que, d'après les auteurs, l'Hélodide *Prionocyphon serricornis* Müll. présenterait deux formes légèrement différentes, selon qu'il vit dans l'eau ou dans la mousse humide. On peut alors admettre l'existence d'une action directe du milieu, peut-être combinée à la sélection de génotypes larvaires déterminés dans les diverses populations.

Malgré l'intérêt qui s'attache donc à l'étude de la systématique larvaire, certains auteurs éminents, et l'un deux n'est autre que Darwin, ont cependant délibérément refusé d'utiliser les caractères larvaires dans la systématique générale.

### La préparation à la nymphose.

Il est un stade de la vie larvaire où les larves ont une activité orientée vers la protection de la nymphe, en somme où ces larves travailleraient

1. M. L. Verrier, Observations sur les larves de *Baetis* (Ephemeropta) des torrents d'Auvergne (2e note). *Bull. Soc. zool. France*, LXVIII, 1944, p. 175-181, 4 fig. — Nouveaux cas de poecilogonie chez les Ephémères. *Bull. biol. Fr. Belg.*, LXXVII, 1943, p. 243-257 (observations analogues sur des *Chloeon*).

2. L. T. Goggeshall, *Amer. J. trop. Med.*, XXI, 1941, p. 755-765, 2 fig., 3 graph.

Source : MNHN, Paris

au profit de l'imago. C'est le stade de préparation à la nymphose, de prépupe, auquel nous avons déjà fait allusion (p. 28).

En dehors de changements de comportement, ces larves fabriquent en général des abris ; ceux-ci sont de trois types :

Dans le cas le plus simple, la larve se borne à se fixer au substrat : une feuille, un mur, un tronc d'arbre. La fixation peut utiliser la dernière exuvie larvaire, recouvrant alors encore l'abdomen de la nymphe, comme cela se produit chez les Chrysomélides ou les Coccinellides. La prise de l'exuvie larvaire sur le support est alors généralement assurée par une goutte de sécrétion anale gluante. Dans d'autres cas, le corps est tenu par un véritable fil de soie ; ainsi font les Vanesses qui se ligotent par un fil passant à mi-corps et collé aux murs par ses deux extrémités.

Parfois, au contraire, la larve se creuse une loge souterraine, qu'elle polit de son dos. Les contractions qui produisent ce polissage sont, du reste, tout à fait générales chez les larves adultes et ne sauraient être considérées comme de nature adaptative. Le cas est courant chez les Coléoptères carnassiers ; il se retrouve chez de nombreux Charançons et aussi chez des Noctuelles. La loge nymphale peut être entièrement souterraine et fermée, ou limitée, comme chez beaucoup d'aquatiques, à une petite coupe dont le toit est formé par une pierre, une feuille ou une Algue. Chez les xylophages, l'abri est semblable, mais creusé dans le bois ; il est alors très généralement situé près de la surface et l'écorce est parfois même entamée ou percée par la larve. D'autre part les larves de Cérambycides se retournent, tête à queue, après avoir achevé le creusement du logis de leur nymphe, ce qui permet l'ultérieure sortie de l'adulte ; celui-ci serait fort en peine pour se retourner lui-même dans sa loge.

Ces loges excavées sont parfois recouvertes, tapissées en quelque sorte, d'un ciment qui leur donne un poli parfait. Le plus souvent ce revêtement est d'origine intestinale, formé simplement par un mélange d'excréments et de sécrétions ; la fin de la vie larvaire est en général une période de défécation très réduite.

Lorsque, accidentellement, l'appui des parois vient à leur manquer, les larves qui tapissent normalement leur cellule d'un revêtement stercoral peuvent être capables de construire alors, sans support, une cellule complète. C'est le cas, par exemple, des larves d'Onthophages, qui parviennent ainsi à se fabriquer des loges sphériques à parois trés réguliéres.

Le rôle des pattes, dans ces constructions, paraît minime sinon nul ; il en va tout autrement de la face dorsale qui vient polir constamment les parois.

Chez les Cérambycides xylophages, le revêtement est blanc crayeux, très dur, et comprend souvent un opercule spécial, épais, refermant l'orifice d'entrée. Le tout est fait en urate de calcium et paraît sécrété par les tubes de Malpighi. Les « pierres » ainsi formées sont trop connues des forestiers du Congo et des Indes, car elles y sont fort abondantes et diminuent considéra-

Source : MNHN, Paris

blement la valeur des bois, provoquant des accidents pendant le débitage en planches.

Enfin beaucoup de larves édifient un abri de toutes pièces. Les unes : Trichoptères, Gyrinides, Cétoines, utilisent principalement les débris qui les entourent : petits cailloux, graviers, terre, etc., et les amalgament avec de la soie ou, plus souvent, avec une sécrétion intestinale.

Dans certains cas la loge ainsi fabriquée comporte une zone de moindre résistance, plus perméable à l'air. C'est le cas, par exemple, chez les *Ontholestes*, chez lesquels la loge a l'aspect d'une poire, fabriquée avec des débris de fumier. Sur toute la surface, ces débris sont étroitement amalgamés et revêtus d'une couche lisse de ciment ; dans la région de la queue de la poire, les brins employés sont libres entre eux et disposés parallèlement, ce qui ménage les échanges gazeux.

Les autres emploient presque uniquement une sécrétion à laquelle, tout au plus, peuvent s'agglomérer des particules terreuses ou des débris végétaux. La nature de leur construction et sa structure varient énormément.

Chez nombre de Sphingides la coque protectrice, en soie, n'est formée que par un réseau assez lâche appuyé à la concavité de quelque feuille sèche. Chez le Coléoptère *Platydema*, la coque a le même aspect, mais est faite de brins de chitine.

Le plus souvent pourtant, la coque fabriquée est complète et assez étanche. Trois types de matériaux peuvent intervenir dans sa construction :

1) de la soie, chez les Papillons, les Hyménoptères et certains Coléoptères comme la *Lebia*. Cette soie est généralement sécrétée par les glandes salivaires spécialement transformées et parfois (les *Lebia*) elle le serait aussi par les tubes de Malpighi. Bien que le cocon édifié soit souvent remarquable, les Insectes ont un appareil séricigène toujours bien plus simple que ne l'est celui des Araignées ; en particulier, il n'a pas les dépendances externes caractéristiques de celui-ci.

Chez les Névroptères le cocon est aussi à base de soie, celle-ci étant sécrétée par les tubes de Malpighi et utilisée par des filières périanales ; mais ils combinent généralement avec la soie des corps étrangers : débris végétaux chez les Osmyles, débris divers et surtout les longues soies larvaires, chez les Chrysopes. Typiquement, le cocon des Névroptères comprend deux enveloppes, de texture différente. Mais l'enveloppe interne peut être soit plus serrée, soit plus lâche, que l'enveloppe externe.

2) une substance d'aspect parcheminé, dont la nature exacte est inconnue, mais qui paraît parfois comprendre de la soie : Coléoptères Chrysomélides comme les *Donacia*, Curculionides comme les *Lissorhoptrus*, peut-être Hyménoptères comme certaines Fourmis, Névroptères comme les Fourmis-Lions. Il semblerait que chez les *Lissorhoptrus* la matière constituant cette coque soit fabriquée par une multitude de glandes présentes sur tout le corps de la larve adulte ; pour les autres formes, les tubes de Malpighi sont sans doute le siège de la sécrétion.

Source MNHN, Paris

Knab met en cause des sécrétions de glandes rectales, salivaires et épidermiques, ainsi que des tubes de Malpighi ; la matière sécrétée serait œuvrée par les mandibules. La part relative de ces diverses sécrétions n'a, pour dire vrai, pas encore été établie (1).

Dans le cas des Ciones, Prell invoque l'utilisation des sécrétions de l'intestin moyen et, en particulier, les substances constitutives de la membrane

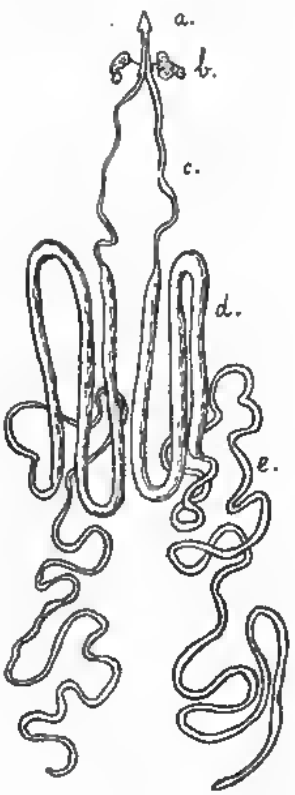



Fig. 122. — Glandes séricigènes de *Bombyx mori* L. : *a.* filière, *b.* glandes de Lyonet, *c.* tubes conducteurs, *d.* réservoirs, *e.* tubes producteurs (d'après Lespès).

péritrophique (2). Une analyse au microscope à fluorescence permettrait sans doute de préciser plus exactement, dans les divers cas, l'origine réelle des matériaux utilisés.

Chez quelques Staphylins Aléochariens, et justement ceux qui possèdent sur le huitième tergite une glande médiane, proéminente, pourvue de tubules collecteurs, la nymphose se fait dans une coque similaire, si bien que l'on

1. F. Knab, The secretions employed by Rhynchoporous larvae in cocoon-making. *Proc. ent. Soc. Washington*, XVII, 1915, p. 154-158.

2. V. Prell, Zur Biologie der Blattschaber (*Cionini*). I. Die Entstehung der larvalen Gallerthülle und des Puppenkokons. *Zool. Anz.*, LXII, 1925, p. 33-48, 2 fig.

Source : MNHN, Paris

a attribué aux glandes un rôle sécrétoire ; mais la preuve directe n'en a jamais été fournie.

3) des excréments. C'est ce qui constitue la coque de certains Chrysomélides comme les Clythres et de Charançons comme les Larins. La fabrication de la coque utilise, selon les groupes, plus spécialement, tantôt les excréments solides, tantôt une sécrétion liquide qui se fige à l'air.

Dans la grande majorité des cas, on ne sait pas à quel stade les organes sécréteurs du cocon deviennent actifs. Chez beaucoup de chenilles les filiéres interviennent dès l'éclosion et les toutes jeunes larves peuvent déjà se suspendre à un fil de sûreté. Et bien des Tenthrédes font de même.

Mais chez beaucoup d'autres Insectes, l'entrée en activité de ces organes est tardive ou très tardive. Peut-être, parfois, comme pour les Ciones, la fabrication de la coque de nympbose n'utilise-t-elle qu'une transformation d'une sécrétion normale, sans changements anatomiques, en rapport simplement avec le changement de physiologie de la prépupe.

Cependant, chez les Chrysopes au moins, on a pu établir que les tubes de Malpighi ne subissaient une transformation histologique en organes sériciginès que pendant le troisième intermue, c'est-à-dire chez la larve adulte, prête à se nymphoser.

On a signalé des cocons de « soie » dans des groupes très divers : Diptères (Simulies), Coléoptères, Névroptères, Lépidoptéres, Hyménoptères. En réalité la substance constitutive de ces cocons n'a été que rarement étudiée de façon suffisante.

Les glandes sériciginès des Lépidoptères (fig. 122) sont des glandes salivaires transformées, pourvues d'un très riche réseau de trachées, à tel point qu'on a pu y définir un trochosponge, complexe, glandulaire, de trachées.

Dans la soie des Papillons on peut reconnaître deux substances : fibroïne et séricine ; l'ensemble est sécrété à partir de la réserve d'acides aminés accumulés par la larve. La composition et les propriétés de ces deux substances diffèrent beaucoup. La fibroïne n'est soluble que dans les acides concentrés et la liqueur de Schweitzer ; elle est particuliérement riche en glycocolle et en *d*-alanine. La séricine, ou grès, au contraire, est riche en tyrosine et en arginine, et elle est soluble dans l'eau bouillante. Le fil de soie comporte de 75 à 80 % de fibroïne.

La soie est sécrétée dans le cytoplasme, sans rapport avec les mitochondries et le réseau de Golgi ; elle est sécrétée entiérement par la glande, et non par le tube conducteur, et serait, à ce stade, formée uniquement de fibroïne ; dans le réservoir, elle se présente avec une couche externe, acidophile, de grès, et une couche interne de fibroïne.

Chez les Trichoptères, l'appareil sériciginè est formé par des glandes salivaires transformées. L'organe ainsi constitué est bien plus pauvre en trachées que ne l'est celui des Lépidoptères. La soie résultante est formée d'un cylindre central de fibroïne et d'une couche périphérique de grès, mais n'a

Source : MNHN, Paris

pas été l'objet d'une analyse chimique précise. Elle est sécrétée par le cytoplasme, mais avec une intervention probable du noyau dont la structure se modifie pendant les périodes d'activité sécrétoire.

Dans les deux cas, et en tenant compte des observations sur la fluorescence, en lumière de Wood, du sang et de la soie, on en vient à considérer que les cellules glandulaires ne fonctionnent guère que comme un filtre, extrayant électivement du sang une substance déjà en grande partie élaborée (1).

Chez les Hyménoptères, la soie, production de glandes salivaires, se présente de façon différente selon les groupes. La soie des Abeilles serait simple. Au contraire, chez les *Apanteles* et les *Cimbex*, elle serait peut-être double, à moins que cet aspect ne soit dû à la forme de l'orifice d'émission.

Chez les Coléoptères, la soie ne paraît avoir été étudiée, et encore de façon très sommaire, que chez les Ptinides. La substance sécrétée serait double, comportant un élément acide, soluble dans l'eau, muqueux, et un élément neutre insoluble dans l'eau. La soie serait amorphe (2).

L'importance de la sécrétion varie beaucoup à l'intérieur d'un groupe systématique ; parmi les espèces de *Ptinus*, il n'en est qu'une qui soit capable de se sécréter un cocon de toutes pièces ; toutes les autres doivent se contenter de réunir avec de la soie des débris divers. Il en va de même chez les Staphylinides, où la présence d'une glande abdominale dorsale et d'un cocon est l'apanage de quelques genres perdus au milieu de tous les autres Aléochariens.

Si, d'une façon très générale, la présence et les caractères de la coque de nymphose sont des constantes spécifiques, il n'y a pourtant là rien d'absolu. Chez beaucoup de Fourmis comme les *Polyergus*, *Formica* et *Lasius*, les larves d'automne se nymphosent à nu, tandis que les larves de printemps s'enferment dans un cocon. Chez les *Psen*, qui ne fabriquent qu'un cocon rudimentaire, celui-ci est d'autant plus développé que la croissance larvaire s'est poursuivie dans un nid creusé dans du bois plus frais.

On a coutume de considérer le cocon comme fournissant un abri en quelque sorte passif : s'opposant, par sa consistance solide, aux variations du milieu extérieur et aux attaques des prédateurs. Il semble qu'il peut avoir une beaucoup plus grande importance et intervenir activement dans la vie nymphale. C'est ainsi que chez le Lépidoptère *Tropaea luna* L. et chez d'autres Hétérocères, le cocon est hygroscopique ; il crée ainsi, en prélevant l'humidité atmosphérique, une chambre humide autour de la nymphe ; fait d'autant plus important que celle-ci tend à se déshydrater, même en atmosphère saturée de vapeur, mais bien plus fortement en atmosphère non saturée (3).

1. L. Lespéron, Recherches cytologiques et expérimentales sur la sécrétion de la soie et sur certains mécanismes excréteurs chez les Insectes. *Thèse*, Paris, 1937, 156 p., 5 pl., 36 fig.

2. R. Braune, Vergleichende Untersuchungen an den Diebskäfern Ptinus tectus... *Zeits. Morph. Oekol. Tiere*, XXXIX, 1943, p. 546-691, 51 fig.

3. D. Ludwig, The effect of different relative humidities, during the pupal stage, on the reproductive capacity of the luna-moth *Tropaea luna* L. *Physiol. Zool.*, XV, 1942, p. 48-60, 3 fig. (et d'autres articles du même auteur).

Source : MNHN, Paris

# XII. — LES LARVES ET L'HOMME

### Les larves dans la vie sociale et religieuse.

Il n'est pas possible ici de songer à citer tous les cas où les larves jouent un rôle dans la vie sociale des hommes. Chez tous les primitifs, l'abondance particulière de certaines larves est à la base de présages, fastes ou néfastes. Bien plus, l'activité particulière de certaines larves, par exemple leur stridulation, joue le même rôle ; témoin un récit des Indiens du Napo, où un Indigène « while cutting the beetle grub out of the *Maurilia* palm... heard it whistle, he knew this to be the sign or token... » (1).

De même, la transformation de la chenille en Papillon, la longue vie terne de l'une opposée au bref éclat de l'autre, sont thémes à clichés innombrables. Bien peu d'auteurs ont su les éviter ; bien moins encore ont trouvé, pour en parler, une formule aussi heureuse que celle de SHELLEY :

« And many an antenatal tomb
Where butterflies dream of the life to come
She left clinging round the smooth and dark
Edge of the odorous cedar bark » (2).

Enfin l'instinctive répulsion dont les Blancs font preuve à l'égard des larves a donné naissance à d'innombrables .comparaisons déplaisantes... pour les larves, comme celle-ci : « ...and Methodism was only to be detected, as you detect curious larvae, by diligent search in dirty corners » (3).

D'autre part on a pu rapprocher certaines apparitions de larves de phénomènes politiques ou religieux ayant troublé une époque. Un des cas les plus tardifs dont nous ayons pu trouver la trace, en Europe, s'est produit en Italie, en 1498. A la suite des troubles sociaux et religieux qui agitèrent Florence à cette époque, et après la mort sur le bûcher du préréformateur que fut Savonarole, les esprits se trouvèrent sans doute dans un état d'exaltation extrême. Toujours est-il que l'on découvrit vers ce moment, sur les bords de l'Arno, une nouvelle chenille, à tête sillonnée d'une croix et pourvue d'une auréole membraneuse en diadème. Cette chenille, qui vivait sur les Prunelliers, ne pouvait qu'être miraculeuse, car elle apparut en nombre, disparut sans laisser de descendance, et n'avait jamais été vue auparavant. Aussi les esprits simples, imbus d'une profonde admiration pour le moine exécuté, les nommèrent-elles « les chenilles du frère Jérôme » (4).

1. W. E. ROTH, An inquiry into the animism and folklore of the Guiana Indians. *30th Ann. Rep. Bur. Amer. Ethnology, Washington*, 1915, 385 p.
2. P. B. SHELLEY, The Sensitive Plant, II, 14.
3. G. ELIOT, Scenes of clerical life. Humphrey Milford Ed., p. 248.
4. R. ROEDER, Savonarole, traduction française A. Colin, Paris, 1933, 251 p.



Source : MNHN, Paris

### Les larves dans l'alimentation humaine.

Beaucoup de tribus, au stade de la cueillette, mangent des larves d'Insectes et y voient un mets exquis. Parker dit, des Australiens Euahlayi, que « ant larvae, a special gift from some spirit in the stars..., are also thought good by camp epicures » (1). D'après Lumholtz, les Australiens font frire les larves de Coléoptères comme, d'après Merian et Vellard, les Sud-Américains rôtissent les larves de Passales. Les larves de Scarabéides sont aussi mangées aux Indes et en Afrique. D'après Senpa Pinto, les Ganguélas mangent des chenilles de Sphingides. Ce mets est peut-être exquis, car Auguste de Saint-Hilaire affirme que les chenilles consommées par les Indiens d'Amérique du Sud ont un agréable goût de crème.

Les Shan de Birmanie recherchent les larves d'*Heliocopris*. A la bonne saison, des villages entiers se mettent en quête, creusant le sol pour déterrer les boules de terre qui abritent ces larves. En Indo-Chine, en Afrique, en Amérique, aux Antilles, les « Vers-palmistes », larves des Rhynchophores, qui taraudent les stipes des Palmiers, sont aussi très appréciés, même des Européens, ainsi qu'en témoigne l'expérience personnelle du marquis de Wavrin dans l'Amazonie.

L'homme ne se borne pas à utiliser les larves pour son alimentation ; il en tire parti pour nourrir les animaux qui gravitent autour de lui. La vogue des Poissons exotiques a fait connaître de belles journées aux éleveurs de Vers de vase. On peut trouver de petits élevages permanents de Vers de farine chez tous les marchands d'Oiseaux et chez maints amateurs. Il y a fort longtemps, sans doute depuis aussi longtemps qu'il y a des Faisans dans les terrains de chasse d'Europe, que les forestiers et les gardes-chasses détruisent les fourmilières de Fourmis rouges pour en retirer les « œufs ». Les Faisans se régalent de ces petits Vers en crochet et en font une grosse consommation. C'est même la seule nourriture que, bien souvent, ils consentent à accepter de l'homme.

### Les larves et la pêche.

Le rôle des Insectes comme appât de pêche existe au moins dès l'Empire romain, si l'on en croit une citation de Lesser, tirée d'une lettre d'Ausone à Théon. Depuis lors on n'a pas cessé d'accrocher aux hameçons de vulgaires asticots ou de petits vers rouges, frétillants, qui ne sont autres que des larves de Chironomides.

Mais l'emploi de ces appâts est surtout répandu en Europe occidentale ; il y a fort longtemps que les diverses catégories de larves sont connues et définies par les pêcheurs. Le délicieux manuel d'Izaak Walton, dont l'édition princeps est de 1653, décrit ainsi trois types de « Cadis » ou « Case-worms », qui ne sont autres que des larves de Phryganes :

1. K. Langloh Parker, The Euahlayi tribe. Londres, 1905, p. 110.

Source : MNHN, Paris

« One *Cadis* called a *Piper*, whose husk or case is a piece of reed about an inch long or longer, and as big about as the compass of a two-pence ; these worms being kept three or four days in a woollen bag with sand at the bottom of it, and the bag wet once a day, will in three or four dayes turn to be yellow, and these be a choice Bait for the *Chub* or *Chavender*, or indeed for any great Fish, for it is a large Bait.

« There is also a lesser *Cadis-worm*, called a *Cocks-pur*, being in fashion like the spur of a Cock, sharp at one end and the case or house in which this dwells is made of small husks, and gravel, most curiously made of these, even so as to be wondered at, but not to be made by man nor more than a *King-fishers's* nest can, which is made of little Fishes' bones, and have such a Geometrical interweaving and connection as the like is not to be done by the art of man...

« There is also another *Cadis*, called by some a *Straw-worm* and by some a *Ruff-coal*, whose house or case is made of little pieces of bents... not unlike the bristles of a Hedge-hog... I might tell you of many more, which as these do early, so those have their time also of turning to be flies later in summer, but I might lose my self and tire you by such a discourse... These be usually bred in the very little rills... that run into bigger Rivers, and I think a more proper bait for those very Rivers, than any other. »

Et, plus loin, il nous donne le mode d'emploi de ces larves :

« Take one, or more if need be, of these large yellow *Cadis*, pull off his head, and with it pull out his black gut, put the body as (little bruised as is possible), on a very little hook, armed on with a Red hair (which will shew the *Cadis-head*), and a very little thin lead, to put upon the shank of the hook that it may sink presently..... »

I. Walton ne connaissait pas que les Porte-bois ; il recommande aussi l'emploi des larves de Hanneton dont il indique le mode de conservation. De plus, son disciple et fils adoptif, C. Cotton, a ajouté à la cinquième édition de l'ouvrage, en 1676, une partie où il décrit, entre autres, l'emploi comme appât des « Ash-grubs » et des « Dock-worms » ; le premier semble être une larve de *Dorcus* et le second une chenille.

Mais les larves d'Insectes jouent pour les Poissons, dans la nature, un rôle autrement important que celui d'appât. Dans les établissements piscicoles, et aussi naturellement dans la nature, on s'est plaint, à maintes reprises, des destructions d'alevins causées par les larves de Dytique et d'Hydrophile. En Côte d'Ivoire nous avons pu voir des larves de Moustiques capturer de tout jeunes têtards et s'en nourrir.

D'autre part une partie importante de la nourriture des Poissons d'eau douce est formée par les larves d'Insectes aquatiques, et tout spécialement par les larves d'Ephéméroptères et de Plécoptères. Le potentiel piscicole des cours d'eau peut être déduit d'une étude de ces larves, ainsi que Paris et Hesse l'ont fait pour les affluents de la Saône, et Léger pour les rivières des Alpes. On en est venu ainsi à définir une capacité biogénique

Source . MNHN, Paris

des divers cours d'eau et à localiser les points de lancement les plus favorables pour les alevins de culture.

### La soie.

Les Romains connaissaient déjà la soie du *Bombyx* et avaient de vagues notions sur les procédés d'obtention du précieux textile. Ainsi PLINE en dit (Hist. Nat., III, XI, XXVI) : « Les Bombyces ourdissent... une toile qui, sous le nom de Bombycine, s'emploie pour l'habillement et la parure des femmes », et, plus loin... « on les (Bombyces) dispose dans des vases de terre où ils sont entretenus par une chaleur douce et on les nourrit avec du son... leurs coques jetées dans l'eau s'amollissent, puis on les file avec un fuseau de jonc ».

L'imprécision de ces renseignements n'est pas pour surprendre si l'on pense à l'interminable trajet que soie et anecdotes faisaient, de Chine à Rome. Cette route de la Soie, décrite par PTOLÉMÉE, ne lui est connue que de quatrième main. Mais il la détaille avec une précision telle que l'on a pu reporter sur nos cartes actuelles ses 5.000 kilomètres. L'itinéraire prenait une année complète et les traces des roues des chars, les pièces de monnaie perdues, jalonnent encore la berge nord du Lob-Nor qu'il suivait.

Vers l'Est la route était double : de Bactres à Kachgar, deux voies empruntaient l'une l'entrée du Ouakhan, l'autre la voie du Pamir par Garm. A Kachgar on rompait charge et de nouvelles caravanes partaient pour la Chine par le Tarim et le Lob-Nor pour franchir la grande muraille avant Touea Houeng. Cette route est encore celle que donnent les annales des Han, qui ajoutent qu'il ne s'y trouve qu'un seul marché : Kachgar.

Cette route était la principale, mais, par la suite, MARCO POLO et HIOUEN TRANG empruntèrent un itinéraire nettement plus méridional passant par l'Altyn Tagh.

D'autre part, en l'an II de notre ère, on ouvrit une nouvelle voie plus septentrionale et qui a l'avantage de ne franchir que 300 km. de désert au lieu de 900 km.

Enfin l'actuelle voie des caravanes passe encore plus au Nord, partant de Kouei Houa et non plus de Singan.

L'importance économique de la soie est énorme au Moyen Age et MARCO POLO insiste sur le rôle que ce textile joue dans la richesse de certaines provinces comme Bangala. Mais, et c'est peut-être là le plus intéressant, le travail de la soie ne se faisait pas dans les pays producteurs. C'est à Mossoul, à Baldach (Suse), en Perse, à Tauris que « de fort bons artisans... font d'excellents ouvrages en soye ». L'ampleur de ce trafic ressort aussi de sa description de la ville de Cambalu (ou Pékin) où « ne se passe jour de l'année qu'on n'y ameine par les marchands étrangers environ mille charrettes chargées de soyes, desquelles sont faicz par les ingénieux artisans de la ville de fort

Source : MNHN, Paris

singuliers draps » (1). 365.000 charretées de soie par an, ce n'est pas mal !

Après l'emploi de la soie d'origine chinoise, l'Europe se mit, elle aussi, à élever des *Bombyx*. Les premiers parvinrent à Byzance avec Justinien, mais on n'en reçut en Europe occidentale qu'en 1147 où Roger de Sicile en introduisit l'élevage. Peut-être étaient-ils déjà connus des Maures d'Espagne avant cette date. L'élevage des Vers à soie contribua à la splendeur de la Renaissance italienne. Le secret en était bien gardé, la divulgation des recettes à l'étranger était punie de mort. Aussi, bien que dès la fin du XIII[e] siècle les papes aient introduit la sériciculture en Avignon, celle-ci ne s'étendit pas en dehors de leurs domaines. Ce n'est qu'en 1466 que la première manufacture française fut créée à Lyon, d'ordre de Louis XI ; en 1470 elle fut transférée à Tours. Mais l'hostilité des importateurs lyonnais, dont elle ruinait le commerce, la voua à l'échec. Enfin en 1536 François I[er] parvint à créer la première fabrique lyonnaise. Cette industrie prit très rapidement une extension extraordinaire. Avant 1650 Lyon comptait déjà 18.000 métiers. En 1786 les soieries lyonnaises représentaient un chiffre de 60 millions de livres. Si les découvertes récentes ont porté un coup très dur à l'industrie de la soie naturelle, on voit pourtant que celle-ci a eu une importance économique énorme, qu'elle faisait vivre des dizaines de milliers d'ouvriers, à une époque où la grande industrie n'existait pas. Et la France tient encore un rang honorable parmi les pays producteurs de soie.

Le *Bombyx mori* L., dont les généticiens italiens et japonais ont étudié en détail et sélectionné des races de qualité spéciale, qui a été travaillé, torturé, plus que bien d'autres animaux domestiques, n'est pas le seul Insecte dont la soie ait été employée industriellement. Devant le succès de son élevage et les difficultés d'ordre divers qu'il présentait, on a pensé quelque temps employer le Bombyx de l'Ailanthe, bien établi en Europe où pourtant il a été importé depuis assez peu de temps. Des recherches méthodiques poursuivies en Afrique par de Fleury ont révélé l'existence de nombreuses espèces, utilisables ou utilisées localement. Mais pour être utilisables, les cocons doivent être aptes à se laisser dévider ; leur soie doit être homogène. Il faut, en outre, que le producteur se laisse élever entièrement en captivité, plutôt en domesticité, soit très fécond, ait un cycle bref, une plante nourricière de culture aisée... Et jusqu'ici c'est le Bombyx du Mûrier qui paraît satisfaire au mieux à ces diverses nécessités, malgré ses défauts, et en particulier ses maladies qui ont parfois un caractère catastrophique.

Notons cependant que d'autres Papillons ont alimenté à certaines périodes des industries florissantes. Ainsi toute l'antiquité gréco-latine a connu les tissus de soie de l'île de Cos, et ceux-ci étaient produits par le *Pachypasa otus* Drury, Lasiocampide répandu actuellement jusqu'en Dalmatie.

D'autre part, si aucun producteur de soie n'a supplanté le *Bombyx mori* L. en Europe, même récemment on savait tirer parti des soies d'autres espèces.

Il n'y a pas qu'en Extrême-Orient que l'on ait pratiqué la peinture sur soie.

1. Marco Polo, La description géographique des provinces... Paris, 1556.

Source : MNHN, Paris

En Europe centrale, dans le Tyrol méridional, a fleuri, de 1750 à 1830 environ, une école de peintres qui travaillaient sur « toile d'Araignée ». Ce n'étaient certes pas des artistes de premier plan et tous ceux qui ont pratiqué ce sport (plutôt que cet art), depuis Elias PRUNNER DE PUSTENTAL, n'ont guère fait œuvre durable. Sur un très petit format, au plus une vingtaine de centimètres dans chaque dimension, ils ont peint des portraits, des fleurs, de petits paysages et surtout des cartes de vœux. L'art s'en est perdu, pour être retrouvé vers 1900 et fournir alors, au commerce, des curiosités à l'usage des touristes. Or une étude de TOLDT a établi que la matière employée n'était jamais de la toile d'Araignée, mais toujours une toile de Chenille et, plus particulièrement, une toile des petites chenilles d'Hyponomeutes qui vivent en société et se fabriquent un logis commun dont les parois ont la consistance et la texture du papier (1).

En Asie, deux *Philosamia* : le *P. cynthia* Drury et sa forme *arrindia* M. E. et le *Antherea Yamamai* Guér. Mén., ont une importance économique ; ils produisent à peu près 10% de la production mondiale, soit quelque 34 millions de kilogrammes.

Le *Bombyx mori* L. partage avec beaucoup d'animaux domestiques et quelques plantes cultivées l'honneur de ne plus exister, ne vaudrait-il pas mieux dire : de ne pas exister, à l'état sauvage. Nulle part on ne peut le rencontrer dans la nature. Et ce n'est que pour des raisons théoriques qu'on le rattache au *Theophila mandarina* Moore dont il est censé dériver.

Les cocons d'une même espèce sont souvent de couleurs très différentes et l'on a fort discuté sur l'origine de ces différences. Actuellement on peut admettre qu'une part revient à des faits d'ordre génétique ; mais une part importante serait aussi due au genre de nourriture utilisée, au moins pendant le dernier intermue. Enfin il ne paraît pas possible d'éliminer complètement une action directe de la couleur du milieu ambiant. POULTON l'admet pour plusieurs espèces et DEWITZ y voit un caractère général (2), tout en reconnaissant que la coloration du cocon est modifiée par une sécrétion liquide intestinale, fait mis en évidence à l'origine par RÉAUMUR. Cependant les recherches récentes ont démontré que les colorants de la soie étaient prélevés dans le sang et que les différences de couleur réalisées tiendraient soit à des différences dans la dialyse à travers les membranes, soit à des différences dans le taux ou les conditions d'oxydation.

On ne se borne pas à utiliser la soie sécrétée par la chenille, mais on extrait parfois la substance même des glandes séricigènes, en plongeant l'Insecte, vivant, dans le vinaigre. Le produit résultant, très résistant, constitue ce que l'on nomme crin de Florence.

1. K. TOLDT, Spinnen-oder Raupengespinste als Malgrund. *Zool. Anz.*, CXXXIX, 1942, p. 129-149, 11 fig.

2. J. DEWITZ, Die Farbe von Lepidopterenkokons. *Zool. Anz.*, XXVII, 1904, p. 617-621. Cette note clôt une discussion entre DEWITZ et VERSON.

Source : MNHN, Paris

### Les larvee auxiliaires.

Dans la lutte contre les organismes nuisibles, animaux et végétaux, les larves ont joué un très grand rôle. Le *Rodolia cardinalis* Muls., chasseur de Cochenilles, est devenu un auxiliaire si précieux de l'homme, qu'il a été importé partout où sa proie favorite, l'*Icerya Purchasi*, menaçait les cultures ; mais larves et adultes du Coccinellide sont également utiles. Au contraire, beaucoup de Diptères Tachinaires, qui ont reçu le nom significatif de Larvaevorides, détruisent, en les parasitant, des larves d'fnsectes ; or seules leurs larves sont parasites, les adultes menant une vie libre. Et les Tachinaires comptent parmi les Insectes les plus utilisés par l'homme dans la lutte biologique. Ne va-t-on pas jusqu'à tenter d'accoutumer telle ou telle espèce à une autre espèce que son hôte habituel, pour transformer un Insecte indifférent en un auxiliaire.

Beaucoup de larves prédatrices doivent aussi être considérées comme des auxiliaires précieux. Larves de Chrysopes, de Syrphides, qui dévorent les Pucerons ; larves de Culicides prédatrices, dévorant les larves saprophages de divers Culicides pathogènes ; larves de Fourmis-Lions au fond de leur entonnoir : autant de formes larvaires activement utiles.

Enfin certaines larves phytophages, nuisibles, peuvent avoir un effet paradoxalement utile. Ainsi les larves d'*Oscinella fril* L. et de *Cephus pygmaeus* L., qui se développent dans les tiges de céréales, provoquent parfois, par leur activité de foreuses, une hypertrophie des épis. Ce qui ne compense, du reste, pas leurs dégâts !

### Les larves parasites de l'homme ou du bétail.

Beaucoup de larves ont la réputation d'être nuisibles à l'homme. Mais il en est pour lesquelles cette réputation est usurpée. Sans parler des pronostics tirés au Moyen Age des Vers militaires, ou des chenilles de Piérides, qui valaient un fâcheux renom à ces Insectes, les indigènes attribuent à certaines larves une action directement nocive. Ainsi les Haoussas de la Nigéria du Nord redoutent extrêmement les « Furau », qui ne sont autres que des larves de Cicindèles. D'après l'étymologie de leur nom et les récits locaux, ces larves souffleraient sur les pieds nus un venin qui provoquerait des plaies purulentes. Naturellement ce n'est là que légende. Mais la vérification du récit légendaire a permis à Wigglesworth de découvrir chez ces larves la digestion extraorale (1).

Beaucoup d'autres larves sont au contraire réellement nuisibles. fl en est, comme les larves d'*Aucheromyia luteola* F., qui, vivant dans les cases, se bornent à se nourrir de sang humain, en piquant, la nuit, les dormeurs. D'autres, comme *Lucilia caesar* L. ou *Calliphora vomiloria* L., normalement nécrophages, ou *Piophila casei* L., saprophage, peuvent causer aussi, acci-

1. V. B. Wigglesworth, Observations on the « Furau » (*Cicindelidae*) of Northern Nigeria. *Bull. ent. Rese.*, XX, 1929, p. 403-406.

Source : MNHN, Paris

dentellement, des myiases cutanées ou intestinales (1), mais elles ne s'attaquent guère qu'aux plaies ouvertes et sont très polyphages. L'expérience montre même la nécessité, pour qu'elles s'attaquent aux Vertébrés, de trouver des sujets blessés ou déficients.

Enfin *Cordylobia anthropophaga* Blanch., ou Ver de Cayor, ne se développe que sous la peau des Vertébrés supérieurs. Les œufs sont pondus au sol et les larves se déplacent jusqu'à ce qu'elles rencontrent un milieu convenable. Sous la peau, elles causent des tumeurs furonculeuses. Leur développement prend une dizaine de jours. L'espèce, et des espèces voisines, sont assez communes en Afrique tropicale.

Beaucoup d'autres Brachycères provoquent, normalement ou accidentellement, des myiases de l'homme ou des animaux domestiques ; dans le cas de l'homme, leur importance est relativement faible, sauf dans quelques régions privilégiées, comme la Guyane. Mais sur le bétail leur effet est plus désastreux. Outre la perte des peaux percées par les larves adultes des Hypodermes, et qui sont dites alors varonnées, on doit enregistrer, à l'actif de la seule *Lucilia sericata* Meig. (2), le décès annuel de plusieurs millions de moutons en Australie.

Les myiases des Brachycères se répartissent en deux grands groupes, selon qu'elles sont cutanées ou cavitaires.

Dans les myiases cutanées, les larves se développent dans la peau ou le conjonctif sous-cutané. Il s'agit toujours d'espèces à parasitisme obligatoire. Parfois les larves cheminent sous la peau, ne marquant leur passage que par une ligne d'ecchymoses douloureuses ; dans d'autres cas il se forme des tumeurs fugaces, se reproduisant en des points variés. Plus souvent la larve, arrêtée en un point du tissu sous-cutané, y provoque une réaction furonculeuse se terminant par l'évacuation de la larve adulte. A ce moment la plaie peut être envahie par d'autres larves de Diptères. Ainsi les larves de *Chrysomyia macellaria* F. succèdent parfois aux larves de *Dermatobia*.

La myiase cavitaire consiste en la destruction des tissus des sinus craniens, des fosses nasales, du conduit auditif, de l'œil, des voies urinaires, par des larves. La myiase intestinale, qui s'y rattache, est en général bénigne, mais les myiases cavitaires sont souvent très graves. Dans quelques cas exceptionnels on a observé des myiases généralisées où l'homme était littéralement dévoré tout entier, liquéfié, par des milliers de larves. Plusieurs espèces de Diptères s'associent en général à ces stades avancés. Mais même dans la myiase intestinale on a pu récolter plus d'un millier de larves dans le même estomac.

Les myiases humaines, même lorsqu'elles entraînent d'extraordinaires délabrements (pl. V), sont presque toujours secondaires. D'abord, leur répartition saisonnière est très marquée. En Afrique du Nord le maximum

1. M. Dumitrescu, C. Motas, V. Ionescu, *Bull. Soc. Sc. Acad. Roum.*, XXV, 1942, p. 103-111.
2. Ou des espèces que l'on confond sous ce nom.

Source : MNHN, Paris

se situe de façon nette en août-septembre. Les myiases sont plus fréquentes sur les indigènes que sur les Européens et elles affectent principalement les individus âgés de dix à vingt ans. Les juifs sont infiniment plus atteints que les non juifs (1).

Il semble que des troubles sérieux, pouvant du reste amener la mort, ne soient possibles que sur des sujets parétiques ou alcooliques, à sensibilité locale nulle ou très affaiblie, ou encore chez des déments.

La séparation entre myiases cavitaires et myiases cutanées n'est cependant pas toujours rigoureuse, car *Gastrophilus haemorrhoidalis* L. et *velerinus*

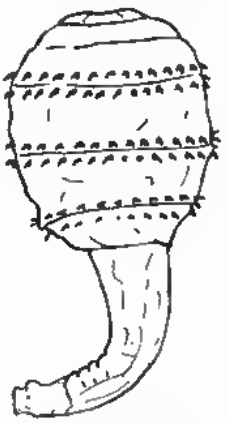


Fig. 123. — Larve de *Dermatobia cyaniventris* (d'après Blanchard).

Clark, déterminant normalement une myiase stomacale des Équidés, peuvent, dans certaines régions, et surtout en Russie, provoquer une myiase rampante chez l'homme. Mais seules les larves au premier stade participent à ce trouble.

D'une façon générale les Gastrophiles ont une aire de dispersion très vaste et s'attaquent à des hôtes divers. Ainsi le *Rhinoestus purpureus* Brauer est connu d'Afrique orientale, de Sibérie et d'Italie méridionale. D'autre part on a observé des larves de Gastrophiles dans l'estomac de divers Carnivores, et même de Freux (2) et on a pu, expérimentalement, vérifier l'infection et la survie de ces larves chez des Carnivores auxquels on les avait fait ingérer. Mais il s'agit évidemment, dans la nature, de contamination accidentelle due à la consommation d'animaux parasités. On a même signalé un cas d'infection stomacale de l'homme par des larves de Gastrophiles. Cependant certaines formes seraient plus spécialisées, comme les *Gedoelstia* des cavités cervicales de *Damaliscus* et de *Bubalis*.

Une place à part doit être réservée aux cas d'infection des voies génitales

1. E. Martini, Zoonosen der Haut in wärmeren Ländern. *Handb. Haut- und Geschlechtskrankheiten*, Berlin, 1932, p. 575-707, 50 fig.
2. Avec doute quant à l'identité du parasite.

Source : MNHN, Paris

ou urinaires de l'homme par des larves de Coléoptères. Divers cas ont été décrits depuis que le fait a été cité par ALDROVAND ; et les vieux auteurs médicaux avaient souvent eu l'occasion d'en relever. Il semble que les larves rejetées soient presque toujours des larves de Clérides ou de Nitidulides (1), mais on ne sait ni comment elles pénètrent, ni quel rôle elles jouent. Tout au plus paraissent-elles causer des douleurs assez vives ; elles sont souvent assez nombreuses chez un même individu.

D'habitude, toutes les larves parasites dérivent d'œufs pondus sur le sol ou sur leurs hôtes. Le mécanisme de ponte des *Dermatobia cyaniventris* Macq. mérite une mention spéciale. Les œufs sont pondus par petits paquets sur divers Insectes, capturés pour cela par le *Dermatobia* adulte. Divers Moustiques, des Mouches et des Tiques sont utilisés de la sorte. En cinq à six jours, les larves se développent dans l'œuf et lorsque leur transporteur se pose sur un hôte convenable, elles s'y fixent immédiatement pour y poursuivre leur développement (fig. 123).

### Les larves auxiliaires du médecin.

Dans beaucoup de régions on utilise des Insectes (Fourmis ou Termites) pour faire des points de suture. On a ainsi décrit des sorciers noirs qui refermaient avec des Termites des plaies béantes à l'estomac. Les larves ne semblent pas jouer le même rôle, mais récemment les asticots ont pris une certaine importance dans le traitement des plaies nécrosantes ou gangréneuses. Naturellement on utilise uniquement des asticots élevés sur milieux stérilisés et dont le « passé alimentaire » est connu. Dans ces conditions on a pu constater que les larves de Mouches provoquaient la destruction rapide des tissus malades ou mourants et activaient ainsi la reconstitution des tissus sains. On a d'ailleurs réussi à remplacer les asticots par des extraits de larves, dont l'usage est certes moins déplaisant.

### Les larves toxiques.

Certaines larves, tout à fait indépendamment de leurs mœurs naturelles, ont pris une réelle importance pour l'homme par la source de poison qu'elles lui ont fourni.

Ainsi, pour les Boshimans du Kalahari, les larves de divers Chrysomélides, dont *Diamphidia simplex* Pér., fournissent un poison de flèche. Les toxalbumines de ces larves provoquent un empoisonnement lent mais très effectif chez les Homéothermes et aident puissamment à la chasse-poursuite pratiquée par ces populations. Les flèches sont enduites d'une huile extraite des Insectes.

1. R. G. ARCHIBALD et H. H. KING, A note on the occurrence of a Coleopterous larva in the urinary tract of man in the Anglo-Egyptian Sudan. *Bull. ent. Res.*, IX, 1919, p. 255. — Dr HENROT, observation inédite.

Source : MNHN, Paris

D'autre part, Lesser rappelle, dans sa Théologie des Insectes, que, au plus beau moment de l'Empire romain, on fut obligé de rédiger des textes de loi pour réprimer les empoisonnements utilisant l'extrait de chenilles processionnaires. D'ingénieux fabricants de breuvages à succession, ayant remarqué sans doute l'effet violemment urticant des poils de ces chenilles, inventèrent de les mêler à leurs liqueurs. Et ce fut la grande vogue ; tant et si bien qu'il fallut sévir (1). Les poils de ces chenilles peuvent causer une kératite fort grave (2).

**Les larves et la science.**

Des auteurs récents, J. Rostand, Binet, Richet, ont eu conscience, au milieu de l'indifférence générale, de la dette contractée par la science humaine à l'égard des animaux de laboratoire. Les dons que la Drosophile, le Chien, le Lapin ou la Grenouille ont fait à notre science sont infinis ; ils ont permis d'édifier des sciences nouvelles, comme la génétique, ou de mettre au point des méthodes d'opération ou d'études physiologiques.

Parmi ces animaux, bienfaiteurs involontaires du naturaliste, les larves d'Insectes méritent une place honorable.

Ce sont les recherches modèles de Guyénot sur les asticots de Mouches, établissant la possibilité de la vie aseptique et du développement normal aseptique pour cette famille, qui portèrent un coup mortel à la théorie générale des symbiotes, fructueuse hypothèse de travail, mais théorie erronée.

Quelques petits Insectes mangeurs de grains ou de farine, Calandres ou *Tribolium*, *Gnathoceras*, etc., ont servi à étudier la croissance des populations. Et c'est avec elles que l'on est arrivé à cette idée d'une densité limite de population, atteinte dans un milieu donné, bien avant que les nécessités de volume, d'espace vital, ne soient apparentes.

A la génétique, les asticots de Drosophiles ont apporté un appoint sérieux lorsque, entre les mains d'Ephrussi, de Chevais et d'autres, on leur a greffé des disques imaginaux de mutations différentes. Le succès et le comportement ultérieur des greffes aidaient à l'interprétation de l'hérédité.

Mais c'est à la médecine que les larves ont fourni l'apport le plus précieux. Il ne faut pas oublier, en effet, les conséquences qu'ont eu, pour la médecine contemporaine, les recherches de Pasteur sur la pébrine des Vers à soie.

En 1865, Pasteur, membre de l'Institut, administrateur de l'École Normale, était avant tout un chimiste. Professeur de chimie à la Faculté de Strasbourg, puis doyen de la Faculté des Sciences de Lille, nouvellement créée, il avait surtout poursuivi ses recherches sur les formes de l'acide tartrique. C'est à elles qu'il devait ses plus beaux succès universitaires, sa réputation européenne. Certes il avait déjà travaillé sur les infiniment petits et ses études sur les fermentations alcoolique, lactique, butyrique,

1. Lesser, Théologie des Insectes ou... La Haye, 1742, II, p. 175.
2. M. Appelmans et J. Guthy, *Ann. Soc. belg. méd. trop.*, XXIII, 1943, p. 3-11.

Source : MNHN, Paris

sur les maladies du vin, montraient l'intérêt qu'il portait aux questions de biologie. Mais même dans cet ordre d'idées, il restait avant tout chimiste et physicien. Si, à quarante-trois ans, on doit le considérer comme une des personnalités scientifiques les plus marquantes de son époque, rien ne laissait prévoir qu'il mériterait que « la France et l'Humanité (lui soient) reconnaissantes ».

Mais, en 1865, apparaît un nouvel aspect de son activité. Les élevages des sériciculteurs, source d'une richesse considérable pour la vallée du Rhône, qui vers 1848 produisaient pour cent millions de francs de cocons, s'effondraient, dévastés par la maladie. Les vers avaient la « pébrine », et ils mouraient ou ne donnaient naissance qu'à des papillons difformes, plus ou moins flétris, dont la ponte elle-même était contaminée. Le grand chimiste J.-B. Dumas, alaisien d'origine, alors sénateur, avait été frappé des désastres qui atteignaient sa ville natale ; il demanda à Pasteur d'entreprendre l'étude de la pébrine. Et la curiosité humanitaire de Pasteur lui fit accepter. De 1865 à 1876, d'une façon plus ou moins suivie, il attaqua le problème. Il en trouva la solution. La conséquence de ses premières recherches de pathologie appliquée, utilisant des larves d'Insectes, fut de transformer l'orientation intellectuelle et scientifique de Pasteur. Après la pébrine, le rouget des porcs, le charbon, le choléra des poules, la fièvre jaune, la rage, attirent son attention ; avec un succès inégal, mais parfois éclatant, il trouve le moyen, en moins de vingt ans, non seulement de traiter quelques maladies précises, mais encore de fonder une nouvelle philosophie scientifique, d'où sont sortis tous les grands remèdes des maladies contagieuses et surtout toutes les méthodes de lutte contre l'invasion des microbes. Ainsi, c'est de quelques recherches sur les Vers à soie qu'est parti l'élan qui porte actuellement tous les efforts des médecins dans leur combat contre la maladie. Le Ver à soie a bien servi la science.

Source : MNHN, Paris

## BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE

Nous ne reproduisons ici que quelques titres d'ouvrages généraux. La bibliographie de ces travaux et les notes infrapaginales de notre texte renvoient aux publications plus spécialisées.

Biologie der Tiere Deutschlands. Berlin, Borntraeger, fascicules publiés depuis 1922.

H. Bischoff, Biologie der Hymenopteren. Berlin, J. Springer, 1927, 598 p., 224 fig.

H. B. Cott, Adaptive Coloration in Animals. Londres, 1940.

H. Eidmann, Lehrbuch der Entomologie. Berlin, 1941, 500 p., 366 fig.

W. Hennig, Die Larvenformen der Dipteren. Berlin, Akademie Verlag, 1948, 181 p., 69 fig., 3 pl.

M. Hering, Biologie der Schmetterlinge. Berlin, 1926, 480 p., 82 fig., 13 pl.

F. J. Killington, A monograph of the British Neuroptera. I. Londres, Ray Soc., 1936, 269 p., fig., 15 pl.

F. Maidl, Die Lebensgewohnheiten und Instinkte der Staatenbildenden Insekten. Vienne, F. Wagner, 1934, 823 p., 97 fig. (bibliographie).

L. C. Miall, The natural history of aquatic Insects. Londres, Mac Millan, 1895, 395 p., 116 fig.

R. Paulian, Les Coléoptères. Paris, Payot, 1943, 396 p., 124 fig., 14 pl.

J. Rostand, La vie des Libellules. Paris, Stock, 1935, 191 p.

» La vie des Vers à Soie. Paris, N.R.F., 1944, 235 p., 20 pl.

E. Rousseau, H. Schouteden et J. Lestage, Les larves et nymphes aquatiques des Insectes d'Europe. I. Bruxelles, 1921, 967 p., 344 fig.

R. J. Tillyard, The biology of Dragonflies. Cambridge, U. Press, 1917, 396 p., 188 fig., 4 pl., tabl.

H. Weber, Lehrbuch der Entomologie. Jena, 1933, 726 p., 555 fig.

C. Wesenberg Lund, Biologie der Süsswasserinsekten. Copenhague, Gyldendelske Boghandel, 1943.

M. Wheeler, Les Sociétés d'Insectes. Paris, Encycl. scient., 1926, 468 p., 61 fig.

V. B. Wigglesworth, The principles of Insect physiology. Londres, Methuen, 1939, 434 p., 316 fig.

Source : MNHN, Paris

## EXPLICATION DES PLANCHES

### Planche I

Galles d'Acacia (d'après Sjöstedt).

1. Galle âgée. — 2. La même, ouverte. — 3 *a*. Galle jeune. — 3 *b*. Chenille gallicole.

### Planche II

Nid de Processionnaires du Pin.

### Planche III

Chenilles de Lépidoptères.

1. Avant-corps de *Saturnia pyri*. — 2. Chenille de *Nudaurelia Milltrei* (Guér.). — 3. Chenilles grégaires de Piéride du Chou.

### Planche IV

Galles de *Dryophanta folii* sur un Chêne.

Chenille de *Cuculia laclucae* rejetant ses excréments.

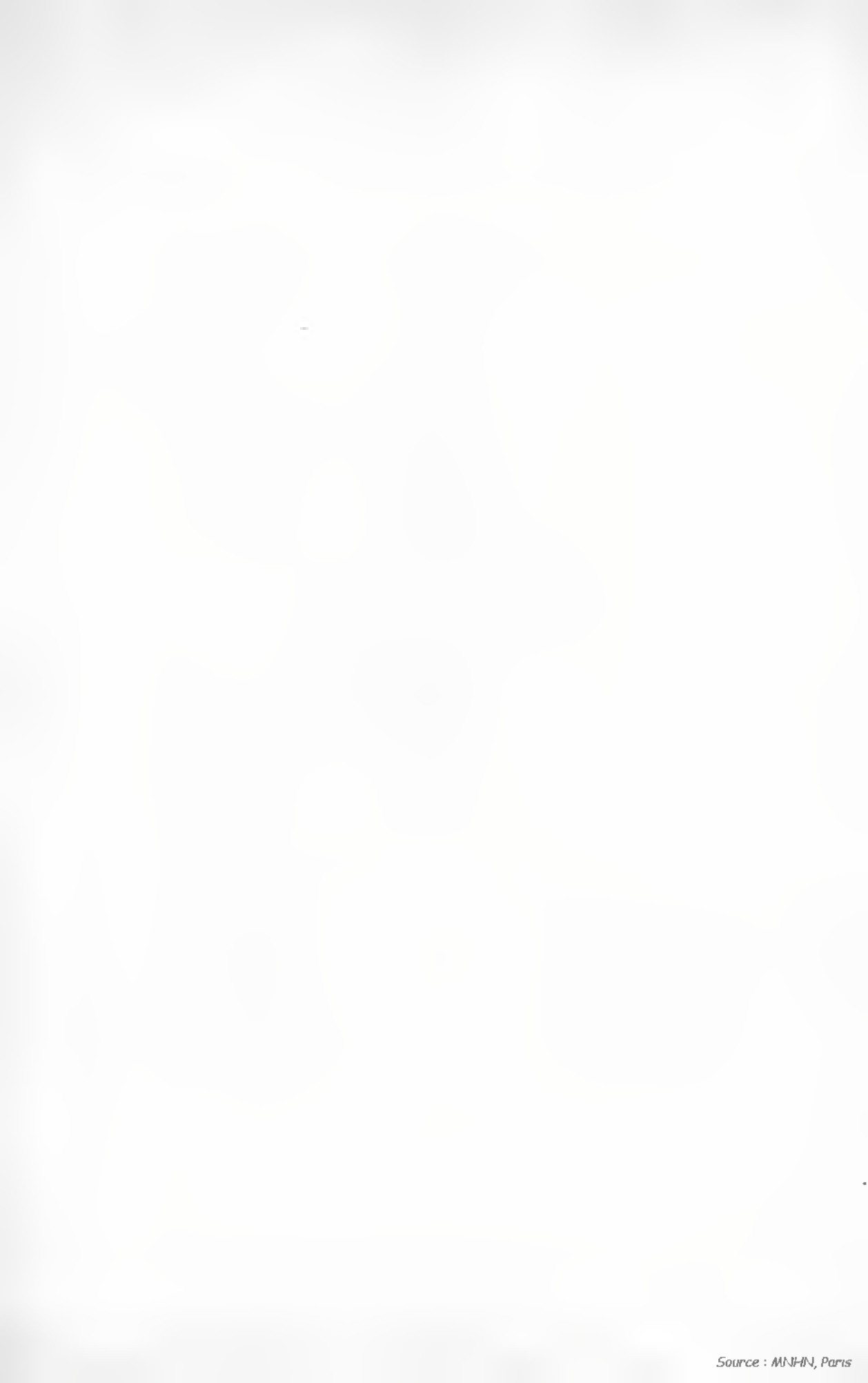
### Planche V

Myiase produite par *Chrysomyia macellaria* (Amérique du Sud) (d'après E. Martini).

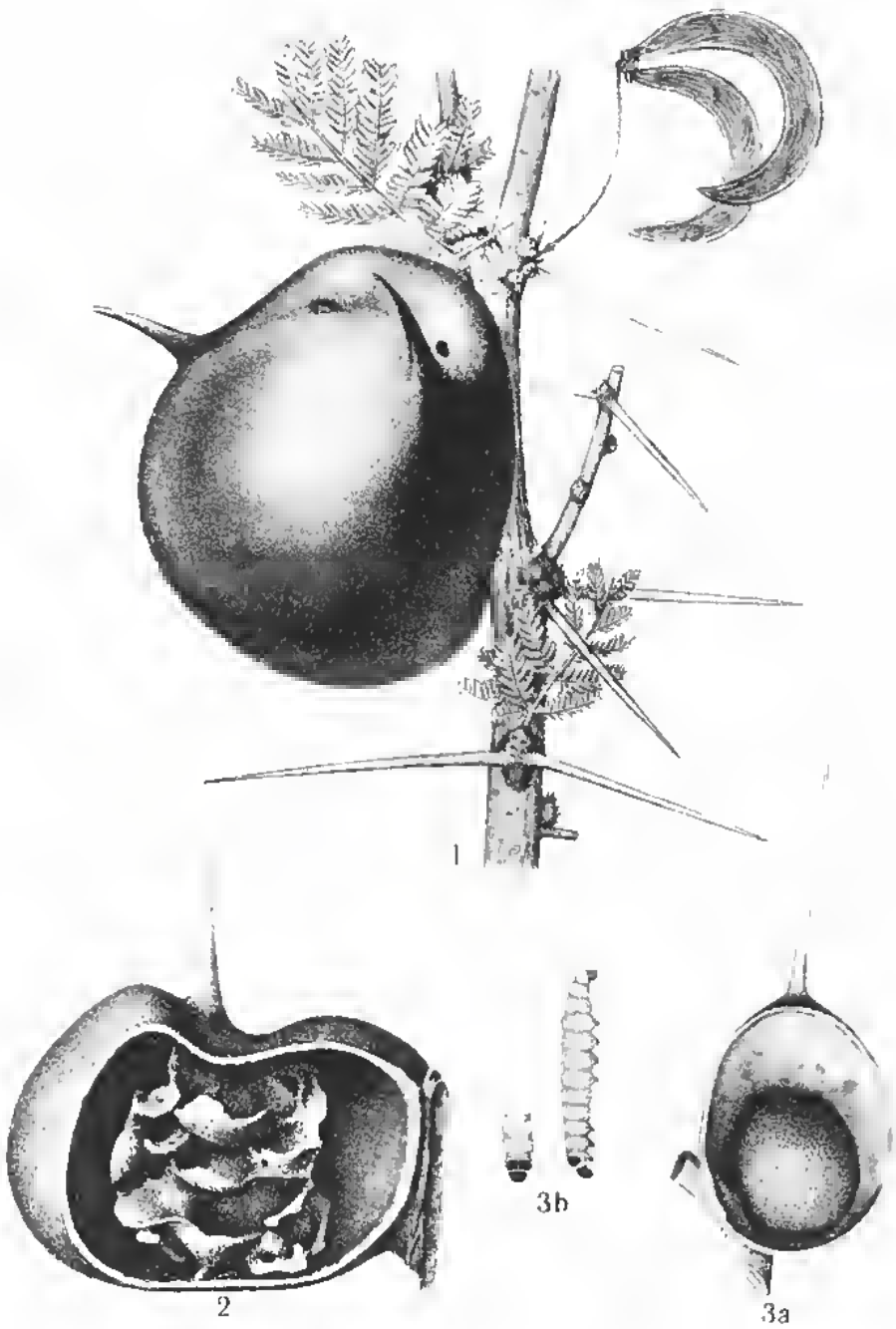
Pierre André, Imp., 244 boulevard Raspail, Paris. — Dépôt légal : 2e trimestre 1950.

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris



Source : MNHN, Paris




Galles d'Acacia

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Photo Le Charles

Nid de Processionaires du Pin

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Photo Catala

Photo Bourlière

Chenilles de Lépidoptères

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Galles de *Dzyophanta folii* sur un chêne

Photo Le Charles

Chenille de *Cuculia lacturae* rejetant ses excréments



Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Myiase produite par *Chrysomyia macellaria*

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Source : MNHN, Paris

Les **Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle** paraissent sans périodicité fixe. Chaque volume est formé d'un nombre variable de fascicules, publiés isolément et ne contenant qu'un seul mémoire.

Les auteurs reçoivent 50 tirages à part de leurs travaux, brochés et sous couverture. Ils s'engagent à ne pas les mettre dans le commerce.

Le prix de l'abonnement, pour un volume, est de 800 *francs* et 1.200 *francs pour l'étranger*.

Le montant des abonnements et les demandes de fascicules doivent être adressés au *Muséum national d'Histoire naturelle, service des ventes*, 36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris (5e).

**Compte chèques postaux : Paris 124-03.**

---

## EDITIONS DU MUSEUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

**36, rue Geoffroy-Saint-Hilaire, Paris**

---

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle* (commencé en 1895). Un volume in-8° par an. Abonnement annuel : 1.200 fr.

*Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, nouvelle série (commencé en 1936). In-8°, sans périodicité fixe. Abonnement pour un vol. : 800 fr.

*Archives du Muséum national d'Histoire naturelle* (commencées en 1802 comme *Annales du Muséum national d'Histoire naturelle*. Ne paraît plus depuis 1938). Un volume in-4° par an. Prix du volume : 1.500 fr.

*Publications du Muséum national d'Histoire naturelle* (sans périodicité fixe). Paraît par fascicules in-8°. Prix du fascicule : 300 fr.

*Revue française d'Entomologie* (Directeur : Dr R. Jeannel, laboratoire d'Entomologie). Paraît depuis 1934, in-8°. Abonnement annuel : 500 fr.

*Notulae systematicae* (Directeur : M. H. Humbert, laboratoire de Phanérogamie). Paraît depuis 1909, in-8°, sans périodicité fixe. Abonnement au volume : 600 fr.

*Index seminum in Hortis Musaei parisiensis collectorum* (Laboratoire de Culture). Paraît depuis 1822. Echange.

*Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale* (Directeur : M. A. Chevalier, laboratoire d'Agronomie coloniale). Paraît depuis 1921, in-8°. Abonnement annuel : 1.000 fr.

*Revue Algologique* (Directeur : M. R. Lami, laboratoire de Cryptogamie). Paraît depuis 1924, in-8°. Abonnement annuel : 400 fr.

*Revue Bryologique et Lichénologique* (Directeur : Mme Allorge, laboratoire de Cryptogamie). Paraît depuis 1874, in-8°. Abonnement annuel : 600 fr.

*Revue de Mycologie*, anciennement *Annales de Cryptogamie exotique* (Directeurs : MM. R. Heim, J. Duché et Malençon). Paraît depuis 1928 ; in-8°. Abonnement annuel : 500 fr.

*Mammalia* (Directeur : M. E. Bourdelle, laboratoire de Mammalogie). Paraît depuis 1936 ; in-8°. Abonnement au volume : 500 fr.

*Bulletin du Laboratoire maritime du Muséum national d'Histoire naturelle, à Dinard* (Directeur : M. E. Fischer, laboratoire maritime de Dinard). Paraît depuis 1928 ; in-8°. (Prix variable par fascicule.)

Source : MNHN, Paris